2

800
N.M.

31

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

ZOOLOGIE

189562
SMITHSONIAN
NATURAL MUSEUM
INSTITUTION
189562

CORBEIL. — IMPRIMERIE ÉD. CRÉTÉ.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

ZOOLOGIE

ET

PALÉONTOLOGIE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION
ET L'HISTOIRE NATURELLE DES ANIMAUX

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

M. EDMOND PERRIER

TOME XVIII

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MEDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1903

Droits de traduction et de reproduction réservés.

505.44
9. ser.
t. 18
1973

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE

DES

PHÉNOMÈNES NUCLÉAIRES DE LA SÉCRÉTION

(CELLULES A VENIN — CELLULES A ENZYME)

Par L. LAUNOY.

AVANT-PROPOS

Depuis 1880, époque d'où datent les mémoires de Gaule, les histologistes tels que : Ogata, Platner, Smith, Heidenhain R., etc., etc., dans leurs nombreuses et remarquables publications, ont à vrai dire tenté de dégager, de la complexité des phénomènes sécrétoires, le rôle dévolu au noyau. Il semble bien pourtant que l'étude des variations morphologiques de cet élément, accompagnant les diverses phases d'activité sécrétoire, soit d'entreprise récente.

La mise en valeur de l'importance physiologique qu'il y a lieu de reconnaître à ces variations, ne date guère que de ces dernières années.

Après les travaux de Nicolas, de Benda, d'Arnold, de Galeotti, etc., après la découverte si féconde des formations basales ou ergastoplasma, le noyau de la cellule glandulaire, sous la vigoureuse impulsion des Écoles de Nancy et de Lille, est l'objet de minutieuses investigations. Les travaux de Prenant, Bouin, Laguesse, Garnier, ceux aussi de Mme Phisalix, Regaud, Vigier, Lœwenthal, etc., affirment la participation effective de la sphère nucléaire à l'élaboration des produits de sécrétion.

Le mémoire que je présente aujourd'hui est une contribution à l'étude des modifications nucléaires, qui accompagnent l'élaboration des grains de sécrétion.

Des recherches à côté qui, dans mon esprit, devaient être l'occasion de simples notes, me suggéraient l'idée d'étendre à la cellule à enzyme mes investigations primitivement limitées à l'étude de la cellule à venin.

L'étude parallèle de la cellule à venin et de la cellule à enzyme m'initiait à des processus de cytogénèse semblables, dans chacun de ces individus anatomiques, dont le produit de sécrétion est semble-t-il d'action physiologique si différente.

Ce sont les résultats de ces recherches que je consigne dans ce mémoire préliminaire. Avant d'en aborder l'exposé, il est à la fois devoir et plaisir, pour moi, de rappeler les noms des Maîtres qui, pendant les trois années consacrées à ce travail, m'ont aidé de leurs conseils, de leurs critiques, de leurs encouragements.

C'est au Muséum d'Histoire naturelle, sous la direction du regretté Professeur H. Filhol, que j'ai commencé cette étude. Elle a été poursuivie en grande partie au Laboratoire d'Anatomie comparée, actuellement sous la direction si autorisée de M. le Professeur Edmond Perrier. Avant de m'offrir, pour ces lignes, l'hospitalité des *Annales des Sciences naturelles*, M. le Directeur du Muséum avait bien voulu me témoigner, à plusieurs reprises, des marques de bienveillance qui me furent d'un puissant appui. J'adresse à cet éminent Maître mes sentiments de vive gratitude.

En acceptant de juger la thèse que je présente à la Faculté, M. le Professeur J. Chatin m'a fait un honneur, dont je sens tout le prix.

Une très grande partie de ce travail, a été effectuée sous les auspices de mon excellent Maître, M. le Professeur H. Coutière, dans son Laboratoire de l'École de Pharmacie. En maintes circonstances, j'ai pu apprécier les marques de sympathique intérêt qu'il a bien voulu me prodiguer. C'est

avec un très profond sentiment de reconnaissance, que je le prie d'accepter mes remerciements.

M. le Professeur E. Bourquelot a bien voulu s'intéresser à la partie physiologique de cette thèse ; ses conseils m'ont été des guides précieux ; je lui en exprime toute ma respectueuse gratitude.

C'est grâce à la parfaite obligeance de M. le Dr A. Calmette que tout un chapitre de ce travail a pu être mené à bien, je lui renouvelle mes remerciements. Je me rappelle enfin, avec un souvenir plein de charme, l'affabilité avec laquelle M. le Professeur Jolyet a bien voulu récemment m'accueillir dans son Laboratoire d'Arcachon.

25 février 1903.

INTRODUCTION BIBLIOGRAPHIQUE

§ 1. — Nebenkern. — Nucléole. — Enclaves cytoplasmiques.

Les études de physiologie cellulaire furent inaugurées en 1868 par les travaux de R. Heidenhain (1), qui constata dans les cellules glandulaires des formations granuleuses spéciales, disparaissant pendant l'activité de la glande, pour réapparaître au stade de repos fonctionnel; elles furent depuis activement continuées par les élèves d'Heidenhain et un grand nombre d'autres chercheurs. Kühne et Lea, étudiant les granulations que Langerhans, après Cl. Bernard (1), avait décrites dans la cellule pancréatique, confirmèrent, pour ces éléments, les constatations de leur maître R. Heidenhain sur les glandes salivaires et gastriques. La notion de l'existence, dans les cellules des glandes à fonction enzymotique, de formations granuleuses instables, réfringentes, de volume variable, se généralise après les travaux de Pflüger sur les glandes salivaires, de Von Ebner sur les glandes séreuses annexes des papilles de la langue du Cobaye, de Schwalbe sur les glandes de Brünner du Porc. Les recherches de Nussbaum, de Bermann, d'Heidenhain R., de Langley sur les glandes salivaires d'un grand nombre de Vertébrés, celles de Nussbaum, de Wiedersheim, d'Ebstein, de Bleyer, Biedermann, R. Heidenhain, Swiecicki, C. Partsch, Edinger, Grützner, Langley et Sewall sur les glandes œsophagiennes, gastriques ou pancréatiques, précisent la question des phénomènes sécrétoires et le rôle des granulations intracytoplasmiques. En dernière analyse, nous apprenons que, dans la très grande majorité des cel-

lules à ferment, celles-ci sont définies comme renfermant des granulations qui semblent servir de support à l'enzyme. Sur la genèse de ces granulations, ou bien les auteurs ne concluent pas, ou bien ils les considèrent comme le résultat de différenciations cytoplasmiques. Il ne semble pas que le rôle possible du noyau dans l'élaboration du ferment leur soit apparu et les paroles de Cl. Bernard (2) : « le noyau attire autour de lui et élabore les matériaux nutritifs, c'est un appareil de synthèse, l'instrument de la production », ne reposent encore sur aucun fait anatomique précis. En ce qui concerne le noyau, nous ne savons guère, en effet, avec R. Heidenhain, Langley et Partsch, qu'une seule chose : l'augmentation considérable du volume de la sphère nucléaire, pendant l'activité de la cellule, sa diminution pendant la période de charge.

En 1880, Gaule met en évidence, dans les globules du sang des Batraciens, des formations particulières qu'il dénomme « vermicules ». Ces inclusions, il les retrouve l'année suivante, dans les cellules du pancréas et du foie de la Grenouille ; à ces corps intracytoplasmiques, se colorant par le violet de gentiane et situés le plus souvent au voisinage du noyau, il donne le nom de : « cytozoaires », sans se prononcer tout d'abord sur leur rôle : « Sondert sich im Leben das Cytozoon, wird es auch da beweglich, was spielt es für eine Rolle? Steht es vielleicht in Beziehung zur Kerntheilung? Wandert es vielleicht in andere Zelle über? Meine Antwort darauf ist ; Ich weiss es nicht. » Un peu plus tard, il les considère comme d'origine nucléaire probable, et les rapproche des « Nebenkerne » ou « noyaux accessoires » sans toutefois les confondre avec eux. Le mot de « Nebenkern » fait alors fortune et Nussbaum l'applique aux corps extranucléaires, qu'il décrit dans les cellules glandulaires du pancréas de la Salamandre et du Triton, dans les glandes œsophagiennes de *Rana* et dans celles d'*Argulus*. Il décrit le « Nebenkern » comme « solitär oder multipel, solid oval oder spiralig gedreht, oft auch lockig gewunden » et remarque que :

dans le quatrième ou cinquième jour qui suivent une alimentation substantielle, on rencontre cet élément dans presque chaque cellule ; au contraire, on ne le trouve pas dans les premiers moments qui suivent l'ingestion d'aliments, il est aussi très rare chez les animaux à jeun. Ces constatations sont précieuses, elles confirment les recherches de Gaule ; mais, pas plus que son devancier, Nussbaum ne se prononce sur l'origine et le rôle de ce mystérieux « noyau accessoire ». Il se borne à le comparer aux « nebenkörpers » des spermatides, découverts par La Valette Saint-Georges, chez le *Cavia cobaya* et quelques Mollusques, et au « noyau vitellin » des œufs, décrit par Von Wittich. Nussbaum refuse catégoriquement tout rôle actif au noyau ; pour lui, la reproduction des granulations cytoplasmiques est accomplie aux dépens du protoplasma.

C'est avec les travaux d'Ogata que commence, à vrai dire, l'histoire du « Nebenkern », et le mémoire de cet auteur sert de prélude à une foule de remarques sur ce corpuscule, dont Ogata affirme, en effet, pour la première fois, l'origine et le rôle.

Étudiant les cellules du pancréas des *Triton taeniatus* et *Triton cristatus*, Ogata distingue, sur des préparations fixées au sublimé, ou dans un mélange de sublimé et d'acide osmique, et colorées par la safranine-hématoxyline-éosine-nigrosine, les particularités suivantes : 1° dans l'intérieur de la cellule, les grains de ferment ou grains de zymogène apparaissent comme des corps ronds, brillants, homogènes, de diamètre à peu près égal ; 2° les grains plus volumineux occupent le pôle antérieur de la cellule ; 3° tous ces corps prennent une coloration brune par l'acide osmique. Avant Ogata, la réduction de l'osmium au contact des grains de zymogène avait été indiquée par Nussbaum ; Grützner n'avait pas cru devoir, à la suite de l'interprétation de Nussbaum, considérer la réduction en gris brun de l'acide osmique comme caractéristique des grains de ferment : Langley et Sewall confirmèrent l'idée de Nussbaum, Ogata la confirme donc à son tour et, de plus,

fait remarquer que les grains de zymogène absorbent vivement l'éosine ; il met en évidence, dans le noyau, des corps de volume supérieur à celui des granulations de chromatine, se teignant en rouge vif par l'éosine à la façon des grains de zymogène ; il leur donne le nom de *plasmosomes*, et celui de *karyosomes* à des corps intranucléaires absorbant l'hématoxyline.

Examinant ce que deviennent ces karyosomes et ces plasmosomes, dans les cellules dont on provoque l'activité, soit par faradisation de l'axe médullaire, soit par pilocarpinisation ou par une alimentation abondante, Ogata vit les granulations éosinophiles *abandonner le noyau*, par *effraction de la membrane nucléaire*, et pénétrer dans le corps cellulaire; à ce stade, les plasmosomes et karyosomes constituent selon Ogata les « Nebenkerne » des auteurs précités. Ils ont une forme ronde, ovale ou allongée ; dans la double coloration hématoxyline-éosine, ils peuvent absorber les deux colorants, et sont alors teints en violet, ou ne prennent qu'un seul pigment, l'éosine, lorsqu'on colore à fond par ce réactif. Les petits « Nebenkerne » peuvent aussi fixer la safranine; en général, grands et petits plasmosomes absorbent les colorants nucléaires avec intensité ; ce sont *eux qui élaborent les grains de zymogène* par fragmentation multiple (Pl. VI, du mémoire d'Ogata, *a*, *b*, *c*, *d*), ou bien servent à la constitution de nouvelles cellules, dans lesquelles ils entrent comme noyaux ; ce phénomène est baptisé par Ogata du nom pompeux de « Zellerneuerung » (rénovation cellulaire). L'année précédente, Schmidt C. avait aussi admis la participation du noyau au fonctionnement physiologique de la cellule. Examinant le pancréas de Triton, il avait noté que, dans une cellule au repos, le noyau est comme coloré uniformément; des corpuscules nucléaires apparaissent, au contraire, pendant la sécrétion. Presque simultanément au mémoire d'Ogata, Leydig décrivait dans les glandes salivaires de la *Nepa cinerea*, des corps périnucléaires à *réactions chromatiques nucléolaires*, se rapprochant par conséquent des plasmosomes d'Ogata, et confirmant les faits décrits par ce dernier.

En 1888, Steinhaus, recherchant dans l'épithélium intestinal de la Salamandre l'origine, le développement et la signification du « Nebenkern », formule les conclusions suivantes : en appliquant la quadruple coloration d'Ogata, il constate deux types de nucléoles : les uns hématéinophiles (karyosomes d'Ogata), les autres safranophiles (plasmosomes d'Ogata); ces observations concordent avec celles d'Ogata, de Stolnikoff, Lukjanow et Kosinsky.

Les nucléoles safranophiles composent la majorité des nucléoles; les nucléoles hématéinophiles sont en petit nombre; rarement, les karyosomes sont solitaires; pour la plupart ils sont combinés par paires avec les plasmosomes. Se demandant comment le noyau, uninucléolaire au repos, devient polynucléolaire, Steinhaus pense qu'il s'agit là d'une division du nucléole père et de divisions postérieures des nucléoles fils; les nouveaux nucléoles s'éloignent probablement l'un de l'autre, à l'aide de mouvements amœboïdes. Quant à l'*exode des nucléoles dans le cytoplasma*, l'auteur l'explique de la façon suivante : « Souvent à un bout du noyau on aperçoit, au lieu du réseau chromatique de l'état normal, typique, une substance hyaline se colorant très faiblement; un contour, net comme celui de la membrane nucléaire, sépare cette partie métamorphosée du reste du noyau (fig. 3, *l. c.*) ; l'apparition de ces *hyalosphères intranucléaires* peut être expliquée par la solution d'une partie de la substance chromatique dans l'achromatique ; plus ce processus est intense, plus grande devient l'hyalosphère, plus petit le reste intact du noyau (fig. 3 et 4, *l. c.*) ; parfois, on retrouve encore dans l'hyalosphère des vestiges du réseau chromatique (fig. 5, *l. c.*); si des nucléoles se trouvent dans la partie du noyau se métamorphosant en hyalosphère, ils restent le plus souvent intacts. *Si la membrane entourant l'hyalosphère se dissout*, cette dernière devient, d'intranucléaire, extranucléaire... » Steinhaus constate que les plasmosomes, devenus extranucléaires, peuvent grandir énormément et perdre, en partie, leur affinité pour la safranine, ou, au

contraire, présenter une exagération d'affinité pour cette matière colorante ; dans le premier cas, le nucléole devrait son augmentation de volume à un phénomène d'imbibition qui le conduit à la décomposition ; dans le second cas, on assisterait à une croissance du nucléole, devenant, par un processus sur lequel Steinhaus ne donne guère d'explications, plus riche en chromatine. L'évolution d'un tel nucléole ne s'arrêterait pas là; dans la hyalosphère qui le contient, des changements, consistant principalement en l'apparition d'un réseau chromatique, se manifestent ; le nucléole peut à son tour se diviser, le réseau devient de plus en plus net et le « Nebenkern » est alors un noyau complet. Ces nouveaux noyaux, devenus « centres d'attraction », remplacent les vieux noyaux qui disparaissent, sans pour cela que la cellule meure. Dans ce mémoire, dont, on le voit, l'importance est considérable et qui confirme les idées d'Ogata, Steinhaus envisage, lui-même, la possibilité de considérer les formations qu'il décrit, comme des parasites ; il réfute cette façon de penser ; avec étonnement, on le voit se rallier dans des travaux postérieurs (2) à cette idée. Steinhaus ne parle pas des rapports du « Nebenkern » avec le zymogène ; sans doute ses nucléoles, qui peu à peu perdent leur affinité pour la safranine, deviennent-ils partie intégrante du protoplasma.

Dans une série de mémoires, G. Platner publiait en même temps ses recherches sur les phénomènes, qui ont lieu dans les cellules glandulaires ou sexuelles ; je ne retiendrai dans cet exposé que les premières. Les « Nebenkerne » de Nussbaum sont retrouvés, par Platner, dans les cellules des tubes de Malpighi de l'*Hydrophilus piceus* et du *Dytiscus marginalis*, dans les cellules pancréatiques de Chéloniens, *Testudo graeca*, de Sauriens, *Lacerta viridis*, *Anguis fragilis*, d'Ophidiens, *Trop. natrix*, *Coronella laevis*, et de nombreux Anoures ; chez la Salamandre, cet auteur donne la description du « Nebenkern », tel que déjà nous le connaissons, c'est-à-dire : comme un corps extranucléaire, filiforme,

spiralé ou annulaire, tantôt multiple, parfois solitaire, large ou effilé, sphérique ou ovale ; chez les Anoures et les Reptiles, le « Nebenkern » présente souvent une forme semi-lunaire et se trouve, le plus généralement, situé au pôle antérieur du noyau, qu'il recouvre comme d'un capuchon.

Plusieurs faits, très importants, sont mis en évidence par Platner ; c'est tout d'abord, la *contribution effective du Nebenkern* à la *formation des grains de zymogène* : ces derniers apparaissent dans le cytoplasma, en même temps que le corps paranucléaire ou post-nucléaire perd ses spécificités colorantes et s'évanouit : « Die regressive Metamorphose des Neberkerns und das stärkere Auftreten von zymogenkörnchen schreiten nun gleichmässig fort. *loc. cit.*, p. 188 » ; c'est en second lieu, la *participation de la chromatine* aux phénomènes de sécrétion, par *dissolution préalable dans le suc nucléaire* ; cette dissolution a été suivie par Platner, sur des préparations colorées à la safranine : « Das ganze im Kernsaft aufgespaltete Chromatin wandert in sie hinein, so dass sie als dunkelrothe Knospe dem mehr und mehr zur normalen Beschaffenheit zurückkehrenden, das heisst einen unfärbbaren Kernsaft zeigenden ubrigen Theil des Kerns aufsitzt. » Ce processus de dissolution chromatinienne dans le caryoplasma serait dû à une augmentation de chromatine, corollaire de l'intensité de la sécrétion ; et, d'après Platner, la production des « Nebenkerne » serait un *procédé d'élimination* de la chromatine en excès. Ce phénomène avait été signalé déjà par Davidoff, sur les cellules épithéliales du tube digestif. En troisième lieu, Platner décrit des phénomènes de chromatolyse, analogues à ceux observés par Lukjanow, et donnant lieu aux *formations nucléoïdes* signalées par celui-ci, dans l'épithélium glandulaire de l'estomac de la *Salamandra maculosa*. En outre, Platner figure des corpuscules sphériques, dérivés du noyau par chromatolyse et qu'il compare aux « tingible Körper » de Flemming, découverts par cet auteur dans les leucocytes des glandes lymphatiques du Bœuf et du Lapin, et retrouvés par ses élèves Drews, Mobius, Schedel,

Paulsen, etc... dans le thymus, la rate, les amygdales de différents animaux. Platner ne se prononce d'ailleurs pas sur le rôle possible des produits de dégénérescence chromatolytique dans la sécrétion : « In wie weit die Chromatolyse bei der Sekretion eine Rolle spielt, lässt sich noch nicht entscheiden. » Relativement au mécanisme de l'exode du « Nebenkern » dans le cytoplasma, il l'attribue à un phénomène de *bourgeonnement nucléaire* ; il se rallie donc à l'opinion déjà exprimée par Frenzel, et aussi par Steinhaus dans son exposé du procédé de « gemmation indirecte ». Il rejette totalement l'explication d'Ogata ; les faits sur lesquels cet auteur s'appuie lui semblent dus à un artifice de préparation, inhérent aux inclusions à la paraffine. Je ne fais que signaler la découverte par Platner, dans l'œuf d'*Aulastomum gulo*, dans les spermatocytes de *Pygaera bucephala* et du *Sphinx Euphorbiæ*, d'éléments analogues aux « Nebenkerne », auxquels ce savant donne le nom de « *Mitosomas* ». Bien avant lui du reste Von Siebold, La Valette Saint-Georges, Von Wittich, Metchnikoff, Balbiani (vésicule spermatogène), Von Brünn, Bütschli (Nebenkern), Grobben avaient rencontré et décrit, sous différentes appellations, des corps semblables, dans les cellules sexuelles d'Invertébrés.

En 1890, Nicolaïdes et Mélissinos, s'inspirant des travaux d'Ogata sur les animaux à température variable, entreprennent sur le pancréas du Chien des recherches analogues. Ils signalent, dans les cellules pancréatiques de cet animal, des formations intranucléaires et extranucléaires, que l'analyse chromatique, par la méthode d'Ogata, leur révèle comme plasmosomes ou karyosomes. Mais ils reconnaissent de multiples origines aux enclaves cytoplasmiques qu'ils figurent. Ces corps intracytoplasmiques peuvent provenir du noyau, *après avoir traversé la membrane nucléaire*. Ils confirment sur ce point les données d'Ogata ; la sortie des plasmosomes et des karyosomes à travers la membrane n'est pas, comme le prétend Platner, un artifice de préparation ; en effet, dans les cellules pancréatiques

du Chien pilocarpinisé : « In einigen Kernen sieht man nämlich, dass das Plasmosoma die Kernmembran ausstülpt, in anderen, dass die Kernmembran aufgebrochen ist und mit dem letzteren durch feine Fädchen zusammenhängt... ueber den Modus aber, sowie über die Kräfte, welche die Abscheidung des Plasmosoma's vom Kerne bewirken, kann ich keine Auskunft geben. » Mais les corps intracytoplasmiques reconnaissent d'autres sources. Certains d'entre eux sont, en effet, des différenciations du cytoplasma; d'autres proviennent des leucocytes immigrés par diapédèse; d'autres enfin sont dus à des phénomènes chromatolytiques; ces derniers phénomènes jouent peut-être un rôle dans la sécrétion. Nicolaïdes et Mélissinos sont directement opposés à la conception, principalement défendue par Steinhaus, qui admet le « Nebenkern », comme participant activement à la division cellulaire. Ils se rencontrent ici avec Carnoy et Gilson, entre autres cytologistes s'occupant à cette époque de cytodiérèse. Pour Nicolaïdes et Mélissinos, le remplacement des cellules se fait par division indirecte, dont ils ont dans leurs préparations rencontré nombre d'images. Ils proposent de remplacer le nom de karyosomes, par celui plus expressif de *pyrénosomes,* la karyokinèse devenant la *pyrénokinèse*. L'introduction d'un rôle possible des leucocytes, dans les phénomènes sécrétoires, n'est pas due à Nicolaïdes et Mélissinos. Avant ces auteurs, Davidoff M. (1887), dans son étude sur les rapports de l'épithélium intestinal avec le tissu lymphoïde, avait décrit les faits suivants : dans la cellule épithéliale, il y a lieu de reconnaître deux sortes de formations nucléaires ; les unes « *Primärkerne* », les autres « *Secundärkerne* ». Les noyaux primaires se présentent comme les noyaux typiques des cellules épithéliales. Ils occupent le milieu ou le tiers postérieur de celle-ci, rarement, ils sont situés dans un autre territoire. Par la safranine, on met en évidence une fine membrane nucléaire, un réseau et un nombre variable de gros nucléoles. Les noyaux secondaires affectent une forme plus ou moins elliptique;

quelquefois ils sont cunéiformes, leur situation dans la cellule est inconstante ; la plupart sont situés près de la basale ; leur membrane est épaisse ; la chromatine y est condensée en petites granulations. Le « secundärkern », semble provenir du bourgeonnement du « primärkern » ; de ce dernier, il peut se détacher une sorte de bourgeon qui se meut dans la cellule, s'entoure d'une zone protoplasmique et, après s'être séparé de la cellule, devient une cellule lymphatique : « Das also wäre, meiner Meinung nach, die Weise, wie die secundärkern der Epithelzellen zur Verwendung kommen, das der Weg, auf dem wie das Epithel verlassen. »

A la même époque (1888), R. Heidenhain (6) décrit dans l'épithélium intestinal des Cobayes et des Lapins, après fixation à l'acide picrique en solution saturée, lavage à l'alcool et coloration au carmin aluné, différentes inclusions.

Dans certaines cellules, on trouve des granulations sphériques, fortement colorées par le carmin et englobées dans une zone claire, différente par son aspect homogène du protoplasma granuleux ; quelquefois, la granulation centrale carminophile peut faire défaut ; dans d'autres cas au contraire, on constate, dans la substance amorphe, plusieurs petites granulations rouges. Heidenhain R. croit avoir tout d'abord affaire à des parasites ; mais, ayant noté une augmentation du nombre de ces inclusions, chez l'animal pilocarpinisé, il rejette cette hypothèse et conclut que ces inclusions représentent les *débris de leucocytes*, immigrés dans la cellule. Chez un Chien nouveau-né, après fixation au sublimé et application de la triple coloration : Säurefuchsin-Orange-vert de méthyle, Heidenhain R. différencie des inclusions d'un ordre tout différent ; ces inclusions ne sont pas visibles chez le fœtus ; elles apparaissent pendant les premiers jours de la vie et seulement après absorption de nourriture ; ce sont là pour l'auteur des principes albuminoïdes dérivés de l'activité cytoplasmique. Le noyau de la cellule glandulaire ne *joue pas de rôle actif*. Il faut mentionner des phénomènes

de chromatolyse, ayant pour siège le noyau des cellules migratrices ; ces phénomènes, l'auteur les considère, avec Arnold (2), comme une manifestation de l'activité de ces éléments. Je cite les travaux de Nissen, favorable au rôle actif du noyau ; ceux de Langley (2), d'Eimer, de Stöhr, dont les recherches, bien qu'intéressant les grains de sécrétion ou le mécanisme de l'excrétion, s'éloignent beaucoup du sujet défini de cette introduction. Je dois noter, pourtant, la constatation faite par Stöhr de l'éloignement du noyau de la membrane vitrée, après pilocarpinisation. Je signale le mémoire de Paneth et les nombreux travaux de M. Lukjanow (2). Dans ses mémoires sur la morphologie de la cellule, le professeur de Varsovie, au cours de recherches sur la muqueuse stomacale de la Salamandre, constate dans les cellules épithéliales « des chaînettes de corpuscules achromatiques, qui portaient à l'une de leurs extrémités un corpuscule nucléaire, tandis que l'autre, disparaissait dans le noyau » ; dans ses *Leçons de Pathologie cellulaire*, l'auteur revient sur cette observation ; elle donne bien l'impression, d'après lui, que certains éléments ont été *transportés du noyau dans le corps cellulaire* (4).

Toujours dans les cellules de l'épithélium gastrique de la Salamandre, Lukjanow (3) signale des noyaux renfermant des granulations safranophiles, dont les rapports avec les autres éléments du noyau sont variables : elles affectent une forme de crosse, ce sont des éléments spéciaux, résultant peut-être de la condensation de la chromatine, comme Carnoy et Meunier l'ont signalé dans le boyau nucléinien des Spirogyres.

En 1892, dans un travail ayant pour objet la cellule pancréatique, Eberth et Müller distinguent deux sortes d'enclaves paranucléaires ; certains *paranuclei* sont filamenteux et hématéinophiles, d'autres au contraire se colorent *comme les grains de zymogène*, ils sont acidophiles. Contrairement aux auteurs précédents, en excitant la cellule par une injection de pilocarpine, chez la Salamandre ou

la Grenouille, ils obtiennent une multiplication des *paranuclei* ; ils inclinent à croire que leur origine est cytoplasmique ; peut-être jouent-ils un rôle dans la sécrétion. Antérieurement (1890), M. Heidenhain avait distingué dans la glande abdominale des Tritons, de vrais « Nebenkerne » qui, dans la méthode de Biondi, absorbent la fuchsine ; dans la glande pelvienne des mêmes animaux, on rencontre des *paranuclei*, paraissant dérivés d'un bourgeonnement nucléaire, mais qui, en réalité, sont des produits de chromatolyse. En 1893, le professeur Laguesse (1), dans des recherches sur le pancréas de la Truite, voit, peu avant l'*apparition des premiers grains de zymogène*, les premiers *paranuclei* naître du noyau, *par une sorte de bipartition inégale* ; cet auteur, avec Platner, n'admettait alors qu'une contribution indirecte des *paranuclei* à la sécrétion ; « ils représenteraient une sorte d'apport nutritif du noyau au protoplasma et s'y dissoudraient vraisemblablement ».

Quelques années plus tard, en 1899 et 1900, Laguesse (5 et 6), étudiant le pancréas de la Salamandre et du *Naja Haje*, précise et complète ses premières observations sur les *paranuclei* ; « chez la Salamandre, l'origine nucléaire des *paranuclei* est évidente, le *nucléole y joue le rôle principal* » ; c'est par bourgeonnement que se forme le corpuscule paranucléaire ; tous les éléments du noyau, dont un nucléole, entrent dans la constitution du paranucléus ; ces substances nucléaires se fusionnent et se modifient, pour constituer une substance douée de réactions particulières, intermédiaires à celles du cytoplasma et du nucléole ; c'est la *métanucléine*. Cette métanucléine constitue un apport « au cytoplasma, de substance organique phosphorée, indispensable pour l'élaboration » ; le paranucléus semble en effet se dissoudre dans le cytoplasma. Si ces faits sont importants, tout aussi intéressante est la mise en évidence du « Nebenkern », comme élément réel. Il y avait lieu, en effet, de se demander si cette formation n'était pas un artefact. Pour les glandes salivaires et les glandes gastriques, Langley avait déjà, sur des

dissociations de glandes fraîches, montré la préexistence des grains de sécrétion, préexistence combattue encore et qui, depuis l'exposé et les recherches récentes de Jouvenel F., ne peut plus faire aucun doute, tout au moins en ce qui concerne les éléments cellulaires des croissants de Gianuzzi. Jusqu'au professeur Laguesse, aucun examen semblable n'avait été effectué sur le « Nebenkern ». Après dissociation dans l'humeur aqueuse ou le sérum iodé, le « Nebenkern » apparaît comme un corps solide, bien limité, flottant librement, ovoïde, translucide, grisâtre. Peu sensible au chlorure de sodium, turgescent d'abord au contact de l'acide acétique, il est bientôt transformé en une sorte de vésicule, où apparaissent de petits grains agités de mouvements browniens ; il est très sensible à l'eau, et coloré par l'acide osmique. En 1896, le professeur Henneguy avait observé le noyau accessoire, dans la cellule fraîche de l'hépato-pancréas de l'Écrevisse.

Avec Frenzel (4) et Ver Eecke, le premier étudiant la glande digestive de l'Écrevisse, le second le pancréas de la Grenouille et du Chien, le « Nebenkern » (« Fermentkeim » de Frenzel) et les plasmosomes paraissent être l'origine des grains de zymogène. Ver Eecke définit tout d'abord le zymogène comme « la substance mère qui, pendant l'activité de la glande, donne naissance aux ferments chimiques ». Dans le pancréas de la Grenouille, cet auteur distingue, après Ogata et Steinhaus, deux sortes de nucléoles : les uns peu colorés par l'hématoxyline, colorés au contraire par l'éosine (plasmosomes d'Ogata, nucléoles safranophiles de Steinhaus, nucléoles éosinophiles de Ver Eecke), les autres, plus petits, nombreux, se colorant en bleu par l'hématoxyline (karyosomes d'Ogata, nucléoles hématoxylophiles de Steinhaus, nucléoles nucléiniens de Ver Eecke) ; cet auteur voit, dans le pancréas en activité, le plasmosome en général unique augmenter de volume, puis sortir du noyau, par *perforation de la membrane*.

D'ordinaire, le plasmosome est accompagné de karyosomes qui lui forment une véritable couronne. A côté du plasmosome et des karyosomes, on distingue une quantité

d'enclaves variables, dont certaines résultent de l'absorption des matériaux soustraits au plasma sanguin, et qui graduellement, se transforment en spongioplasma et hyaloplasma. Les autres dérivent du plasmosome ; ce dernier, en effet, contribue à *former les granulations de zymogène*, ou peut encore être destiné à donner un noyau véritable. D'autres granulations paraissent être des leucocytes ou des phagocytes. Pour Ver Eecke, l'origine des grains de zymogène *est donc nucléaire*. Cette affirmation s'oppose aux assertions que Van Gehuchten émettait un peu antérieurement, et dans lesquelles il niait toute participation du noyau à la sécrétion ; elle s'ajoute partiellement aux conclusions de Macallum qui, dans le pancréas du *Dyemyetylus*, tout en constatant que le zymogène résulte d'une transformation du prozymogène, répandu du noyau dans le protoplasma, refuse au plasmosome, dont il constate aussi l'exode à travers la membrane nucléaire, une contribution à la formation du zymogène ; les noyaux accessoires étant ou des parasites, ou des produits de caryolyse et de cytolyse. En 1894, Laserstein signale que les noyaux des cellules des croissants de Gianuzzi, anguleux au repos, deviennent sphériques pendant l'activité.

En 1895, J. Mouret étudie les pancréas de Lapin, de Chien, de Cobaye, de Rat, de Grenouille et de Salamandre, en faisant varier les conditions d'activité. Après fixation dans les liquides de Roule ou de Kleinenberg, et coloration par hématéine-fuchsine-acide, le noyau d'une cellule au repos présente deux « corpuscules plus volumineux, arrondis ou un peu irréguliers de forme, délimités par un mince liséré violet, tandis que leur masse centrale est teintée en rouge-violet. L'éosine et la safranine colorent aussi ces corpuscules » ; ce sont les *plasmosomes* d'Ogata, nom qui, en raison des affinités chromatiques de la paranucléine et celle de la nucléine, ne paraît pas à Mouret justifié ; il homologue les plasmosomes d'Ogata à des *nucléoles*.

Dans la cellule en activité, cet auteur décrit des corpus-

cules paranucléaires, auxquels aucun détail de position ou de structure ne lui permet d'assigner une origine nucléaire. Le *nucléole*, selon Mouret, *n'intervient pas* dans l'élaboration du zymogène, pas plus qu'aucun autre élément du noyau ; le zymogène provient des *filaments basaux*, « matrice de la cellule » et des corpuscules paranucléaires, dont l'origine est cytoplasmique. Simultanément à Mouret, Rabl distingue, dans les cellules du tissu larvaire de la Salamandre, des corps paranucléaires, qu'il homologue, aux « Nebenkerne » de la cellule pancréatique, et auxquels il reconnaît *une origine nucléaire*.

En 1896, le professeur Henneguy constate, dans le pancréas de la Salamandre, fixé au Flemming et appartenant à un animal à jeun de quelques jours, des granulations cytoplasmiques de nature différente : les unes se colorent par la safranine, elles peuvent être isolées ou groupées, elles se trouvent dans le voisinage du noyau, ou sont réparties sans ordre dans le corps cellulaire ; presque toujours, la présence des granulations est *corollaire de l'activité du noyau* ; ces formations cytoplasmiques sont des amas de chromatine, issus par chromatolyse de la sphère nucléaire ; ils constituent les *pyrénosomes* d'Henneguy. Les corps figurés les plus répandus sont formés d'une partie centrale, vésiculaire, et d'une partie périphérique fibrillaire, dont l'aspect rappelle la vésicule embryogène des Araignées ; ce sont là les corps décrits sous le nom de « Nebenkerne », dont l'origine, pour le professeur Henneguy, est cytoplasmique. Les mêmes formations sont retrouvées et décrites par lui, sous le nom de *parasomes*, dans les cellules de la glande hépatique de l'*Astacus fluviatilis* ; ces formations paraissent liées à la sécrétion et à l'absorption des éléments cellulaires. La même année, Huie, dans le noyau des cellules des poils glandulaires des feuilles de *Drosera*, sur lesquelles on dépose de petits fragments d'albumine d'œuf, signale des changements qui consistent surtout dans l'augmentation du volume de la chromatine, et dans sa division en huit masses en forme de V très ouverts ; cet état n'est pas

caractéristique de la mitose, puisque le noyau ne se divise pas, il indique simplement une suractivité nutritive.

Vigier (4) dans un mémoire récent, dans le but de se prononcer sur l'origine des parasomes d'Henneguy, reprend l'étude de la glande digestive de l'Écrevisse. Au terme de parasome, il substitue celui de *pyrénosome*, déjà employé par Henneguy, mais en spécifiant que ce terme servira à définir : « non plus des fragments de chromatine sortis du noyau, mais plus exactement des corps d'origine nucléolaire », il rappelle que, d'après la nomenclature de Schwarz, généralement adoptée, la *pyrénine* est la substance des vrais nucléoles [depuis Schwarz, Michel (*) a montré que les nucléoles vrais étaient formés de deux substances, une substance principale colorée par le carmin et la safranine : la *pyrénine* (paranucléine de List (3) et d'O. Hertwig), et d'une substance accessoire à réaction de bleu de Prusse]; pour Vigier, le pyrénosome est un nucléole émigré dans le cytoplasma, après s'être appliqué à la face interne de la membrane. Sur le mécanisme de cet exode nucléolaire, l'auteur s'explique : « Le nucléole émigre dans le cytoplasme non en repoussant la périphérie du noyau en une sorte de bourgeon qui se détache par étranglement, mais bien plutôt par le fait d'une *réflexion de la membrane derrière lui*, on le voit faire saillie au dehors sous la forme d'une perle réfringente, sertie dans une cupule de la membrane. Finalement, il est mis en liberté dans le cytoplasma, vis-à-vis d'une dépression de la membrane et il *constitue un pyrénosome.* »

Deux nucléoles peuvent être émis en même temps, ce qui peut expliquer pourquoi certains noyaux sont dépourvus de nucléoles. Les pyrénosomes sont en nombre variable dans la cellule, ils sont contenus chacun dans une vacuole bien limitée; les vacuoles peuvent se fusionner et la substance des pyrénosomes se *transformer en grains de sécrétion.* Des faits mis par lui en évidence, Vigier conclut donc d'une

(*) Cette observation de Michel a été faite sur le vivant : elle concerne les nucléoles des œufs de *Nephthys* et de *Spiophanes bombyx.*

façon précise au rôle actif du nucléole, dans les glandes à zymogène : « Le nucléole ne représente donc pas un déchet inerte ou un matériel de réserve destiné à être lentement consommé par le noyau lui-même, mais un produit utile qui, dans les éléments glandulaires, joue un rôle important dans l'activité sécrétoire de la cellule... »

Les recherches de Galeotti (1-4), Trambusti (1), Vigier (1), Mme Phisalix, sur les glandes à venin de différents Amphibiens se placent ici, tous ces auteurs concluent à une élaboration endonucléaire du principe toxique des glandes cutanées (Voy. *Élaboration du vénogène chez le Triton*, p. 85); Duboscq chez la Scolopendre, conclut aussi à un rôle actif du noyau et des nucléoles dans l'élaboration du venin (Voy. p. 97).

§ 2.

J'ai suivi dans cet exposé, autant que possible, l'ordre chronologique; si cette façon de procéder nécessite souvent des redites, il m'a semblé qu'il était prématuré de condenser, en une synthèse critique, des résultats souvent peu comparables entre eux; j'ai préféré présenter successivement les faits. Obéissant aux mêmes nécessités, je crois utile de signaler, en outre des mémoires précédents, certains autres qui, pour n'être pas consacrés aux cellules à zymogène, ne peuvent être, de par leur importance, séparés de cette bibliographie des phénomènes nucléaires, dans les cellules à fonction sécrétrice nettement reconnue. Ils apportent par leurs conclusions un puissant appui à la thèse soutenue dans ce travail.

En 1895, vom Rath, étudiant les cellules des glandes céphaliques de l'*Anilocra Mediterranea*, constate que le produit de sécrétion se colore exactement *comme le nucléole* du noyau, par la safranine et l'hématoxyline; cette identité de coloration semble donc montrer une similitude chimique, entre la substance nucléolaire et le produit de sécrétion. De ses recherches, vom Rath se rallie à l'opinion de Haecker, d'après lequel le nucléole serait, non pas une substance de réserve,

utilisée à la formation de la chromatine, mais un produit de l'excrétion, résultant de la vie végétative du noyau et appelé à se dissoudre pendant la mitose : « Le plasma nucléaire comme le plasma cellulaire seraient tous deux capables de former des produits de sécrétion. » Selon Haecker, le nucléole représente bien plutôt un amas de produits excrétés. La même année, Klaatsch étudie les modifications du noyau en rapport avec la fonction sécrétrice de l'ectoderme des Appendiculaires, et constate que, primitivement arrondi, le noyau prend une forme irrégulière, s'étire en une masse allongée et émet des prolongements; en même temps, le protoplasma semble former une sorte de réseau, dans les mailles duquel une substance claire s'accumule. Je rapporte, d'après le professeur Henneguy, une observation de Ranvier qui constate, dans les cellules du nodule sésamoïde du tendon d'Achille de la Grenouille, un amas granuleux brun « qui doit être un Neberkern ».

En 1897, Balbiani remarque, dans l'épithélium des différentes parties de l'appareil femelle des Arachnides, des globules variant de taille entre $0^{mm},007$ et $0^{mm},017$, incolores à la safranine ou renfermant à leur intérieur un corpuscule absorbant cette substance; sans l'expliquer clairement, Balbiani paraît faire jouer au noyau un rôle dans l'élaboration de cette substance : « La formation du globule débute par une condensation du protoplasma cellulaire (ou peut-être par la *sécrétion intraprotoplasmique* d'une substance homogène...) autour du noyau; la partie périphérique du noyau disparaît ou est englobée dans la masse homogène, à l'intérieur de laquelle on aperçoit le nucléole avec la zone claire qui l'entoure. » Cette même année, Prenant (1) confirme les travaux de E. G. Conklins parus en 1896, sur la structure spéciale du noyau dans les cellules intestinales de certains Isopodes (*Porcellio*, *Oniscus* et *Armadillidium*). Examinant les cellules des tubes hépatiques de l'*Oniscus murarius*, le professeur Prenant signale, comme antérieurement l'auteur américain dans les cellules de l'épithélium

intestinal, des noyaux découpés en plusieurs prolongements, qui s'enfoncent dans le protoplasma; cette observation coïncide avec les modifications signalées par Klaatsch; outre ces variations de structure, les granules chromatiques nucléaires forment dans les prolongements du noyau des traînées, qui se continuent par des microsomes cytoplasmiques, dont les uns se colorent *absolument comme les grains de la chromatine nucléaire*.

Suivant Conklins et Prenant, il s'agit là d'un *mouvement nutritif nucléipète* : il y aurait donc, tant dans les cellules intestinales (Conklins), que dans les cellules hépatiques (Prenant), un courant nutritif qui, venu du dehors, passerait au cytoplasma, pour pénétrer ensuite dans le noyau et ressortir par le côté opposé du corps cytoplasmique.

Galeotti (3), dans les cellules des plexus des ventricules latéraux de quelques Vertébrés, remarque : 1° *Dans le noyau*, il y a *production de petites granulations qui en sortent*, traversent le cytoplasma, augmentent généralement de volume pendant cette traversée, grâce à l'adjonction de matériaux fournis par le cytoplasma et sortent finalement de la cellule, par sa face libre ; 2° le *nucléole sort du noyau* et, dans le cytoplasma, augmente de volume, se fragmente en petits amas homogènes, éliminés par la face apicale; ces observations s'ajoutent à celles du même auteur, sur les cellules de la glande thyroïde, sur celles du pancréas et des cellules à venin du *Spelerpes*.

A la même époque, se rapportent les travaux de Korschelt (2 et 3) et de Meves, qui, quoique différemment, reconnaissent au noyau des glandes filières de différentes chenilles (*Pieris brassicæ*, *Phalera bucephala*...) un rôle actif. En 1898, Trambusti a précisé que, dans les cellules rénales, la première apparition des matériaux de sécrétion et d'excrétion a lieu autour du noyau. Il apparaît de petites granulations périphériques, spécialement au pôle apical; ces granulations, dans la coloration au Biondi-Heidenhain, se colorent en rouge vif ; à mesure qu'elles s'écartent du noyau, ces granu-

lations augmentent de volume; à partir du tiers supérieur de la cellule on ne rencontre plus de granules, mais des vésicules transparentes; cet arrêt si net des granulations, à une hauteur donnée du corps cellulaire, fait supposer à l'auteur que les transformations qu'elles subissent, pour devenir des produits de sécrétion aptes à être éliminés, s'accomplissent très rapidement... A la suite de ces faits, l'auteur pose, sans la résoudre, la question : « Il serait intéressant d'établir, dit-il, dans quelle mesure l'activité nucléaire prend part à la sécrétion. » Il mentionne seulement l'augmentation de volume du noyau, au moment de la plus grande activité.

Cavara distingue dans le nucléole deux substances, une interne peu colorable (plastine de Zacharias, pyrénine de Schwartz) et une autre plus ou moins dense, comparable à la chromatine.

Il conclut qu'entre le *réticulum nucléaire et le nucléole* il se produit des *échanges chromatiques*, et que la chromatolyse représente assez vraisemblablement, non pas un processus pathologique, mais une condition *sine qua non* de l'évolution nucléaire.

Martinelli, en 1899, avait constaté dans les cellules hépatiques, après la provocation d'un diabète expérimental, que la formation de granules coïncidait avec la *disparition des grains de chromatine*, phénomène qui implique la participation active du noyau dans la sécrétion. Sjöbring accorde également un rôle actif au noyau dont il fait dériver ses granules. J'arrive au travail de Henry qui, quelques années seulement après Hammar, étudie les phénomènes nucléaires de la sécrétion dans les cellules de l'épididyme. Ses conclusions sont peut-être les premières, après pourtant celles de Nicolas (3 et 4) qui établissent clairement, et sans aucun attendu les affaiblissant, le rôle sécrétoire du noyau.

Henry divise le travail sécrétoire du noyau en deux phases : 1° le noyau augmente de volume, les nucléoles plasmatiques se multiplient et l'analyse chromatique indique des variations de chromaticité ; c'est là le stade de *sécrétion*

nucléaire; 2° le noyau se fragmente, diminue de volume, perd sa chromatine, soit par exosmose, soit par rupture de la membrane nucléaire. Peu à peu, les pigments nucléaires n'indiquent plus trace de cette substance ; c'est là le stade d'*excrétion nucléaire.* Simultanément, le cytoplasme intervient, de nombreuses boules de sécrétion font en effet leur apparition ; ces boules sont ensuite excrétées dans la lumière : c'est la phase d'*excrétion cellulaire.*

En 1901, Guieysse, étudiant la capsule surrénale du Cobaye, signale, après A. Pettit, la contribution probable du noyau à la sécrétion ; Pettit avait noté en effet que « l'élection du noyau pour la safranine est également diminuée... en même temps que le protoplasma devient plus clair. » Guieysse insiste et conclut : « Je crois cependant, d'après l'aspect des noyaux pilocarpinisés, que ceux-ci se chargent de chromatine, *dont une partie doit se déverser dans le protoplasme ;* mais est-ce par grains qu'ils s'échappent, est-ce par destruction du noyau, est-ce par bourgeonnement, c'est ce que je ne saurais dire. »

Bonnamour, étudiant les capsules surrénales du Cobaye, du Chien, de la Marmotte et particulièrement celles du Hérisson, à des états physiologiques différents, met en évidence, par la méthode de Weigert, la présence constante d'un produit de sécrétion, dans l'organe de ces différents animaux. La même méthode lui permet de dire que « le noyau participe donc probablement d'une certaine façon à la sécrétion ». Grynfeltt, dans ses recherches sur les organes surrénaux des Plagiostomes, note certaines variations de chromaticité des noyaux, mais réserve son opinion, quant aux rapports de ces variations et de l'activité sécrétoire de cet élément.

En 1901, Maximow, étudiant les modifications survenues dans la glande sous-maxillaire, après section de la corde du tympan et ligature du canal de Warthon, signale en dehors du noyau des granules safranophiles, d'origine nucléaire probable.

Je terminerai cette revue rapide par une note très suggestive de Regaud (2), sur les variations de chromaticité des noyaux, dans les cellules à fonction sécrétoire. En s'inspirant de préparations colorées à l'hématéine-safranine, Regaud conclut que : « 1° Les chromatines nucléaires sont morphologiquement et histochimiquement multiples et variables ; 2° dans le même noyau, la chromatine présente des variations histochimiques successives ; 3° les variations quantitatives et qualitatives de la chromatine nucléaire, dans les cellules à fonctions glandulaires, sont très vraisemblablement en rapport avec la *participation du noyau au travail élaboratoire du protoplasma* ». Précédemment à Regaud, Léger et Duboscq observent des variations de chromaticité dans le noyau des cellules intestinales du Grillon ; la variation est surtout accentuée ici pour le nucléole. Ces auteurs ne pensent pas qu'il existe un rapport entre la différence de colorabilité du nucléole et la sécrétion ; Léger et Duboscq ne nient pas d'ailleurs absolument le rôle possible du noyau. « Si, disent-ils, on attache de l'importance aux rares grains entièrement chromatiques intracytoplasmiques, on pourrait les regarder comme le début de la sécrétion, et la sphérule hyaline se produirait par une réaction de cette chromatine sur le cytoplasma ambiant. »

Ce serait allonger interminablement cette notice bibliographique et m'écarter de son but, que de citer les auteurs qui, dans les ovules, ont vu des expulsions de matière nucléaire. Je m'en tiendrai aux observations les plus rapprochées : celles de Henneguy (1893), Mertens (1893), van Bambeke (1893), van der Stricht (1897), Schockaert (1901), renvoyant à la bibliographie de Dumez (1902), sur le travail de qui je m'arrêterai particulièrement. Cet auteur voit des amas chromatophiles expulsés du noyau dans le cytoplasma. Sur le *mécanisme de cette expulsion*, il propose, sans s'arrêter à aucune d'elles, les deux hypothèses suivantes : 1° la membrane nucléaire s'affaiblit, paraît se résorber pour laisser passage au « bloc chromatique » ; avant que la résolution

soit achevée, il se formerait déjà du côté interne une nouvelle membrane par condensation du caryoplasma; 2° il ne faut pas envisager la membrane nucléaire comme une couche rigide, mais comme une couche limite, plastique, analogue à la « Hautschicht » des Amibes; le « bloc chromatique » une fois sorti, les lèvres de l'orifice percé dans la membrane se remettent en contact, et la membrane nucléaire se referme.

Pizon et Poljakow, tous deux étudiant le nucléole, signalent, le premier dans l'oocyte des Molgules, le second chez les cellules migratrices et les leucocytes du Cobaye, l'émission dans le caryoplasma de globules à faible basophilie chromatique, d'origine nucléaire. » Poljakow trouve, dans les éléments nommés, des nucléoles spéciaux constitués par une partie claire centrale, au milieu de laquelle on remarque un granule coloré; à la périphérie de la partie claire, se trouve une substance de basophilie chromatique forte, la *substance chromatogène*, donnant naissance aux granulations chromatiques, qui se répandent sur les filaments linniens. La substance achromatique est la substance *lininogène*. Dans certains cas, le nucléole peut expulser hors de lui la substance lininogène centrale, celle-ci peut sortir du noyau et émigrer dans le cytoplasma. Ces faits, rapprochés de ceux de Pizon, de Vigier, etc., rentrent dans la catégorie des phénomènes que j'ai décrits moi-même, sous le nom de *pyrénolyse*.

§ 3. — Prozymogène. — Prézymogène. — Ergastoplasma. Mitochondres. — Grains de ségrégation.

J'ai l'intention de rappeler ici, sans pour cela en faire une étude spéciale, les mémoires concernant les cellules glandulaires séreuses, dans lesquels se trouvent catégoriquement indiqués l'origine, et les mutations, de cette différenciation cytoplasmique, assez volontiers appelée aujourd'hui *Protoplasma supérieur*. Je renvoie, pour tous les détails d'équivalence qui se rapportent à cette question si importante, à la revue générale que lui a consacrée le professeur Prenant.

Prozymogène. — Après les recherches de Macallum (*loc. cit.*, 2) qui voit : « the chromatin of the nucleus gives rise to a substance which we may call *prozymogen*, sometimes dissolved in the nuclear substance, sometimes collected in masses (plasmosomes) » et finalement diffuse dans le cytoplasma pour constituer le zymogène, Bensley remarque que : la *zone externe* des cellules gastriques du Chat montre une forte affinité pour les colorants nucléaires ; il en reconnaît la cause dans la présence d'une chromatine, sous forme de composé organo-ferrique qu'il assimile au *prozymogène* de Macallum (*) ; le prozymogène ou *cytoplasmic chromatin* de Bensley, diffère de la chromatine nucléaire en quelques réactions : il se colore en rougeâtre par le violet de gentiane, alors que le noyau et le zymogène se colorent en bleu. Le prozymogène est en relation génétique probable avec le zymogène. Cet auteur a bien vu les filaments basaux, mais il ne leur accorde aucune importance : « The fibrillated appearance presented by the outer clear zone of the chief cell is of adventitious origin, and not in itself of importance (*loc. cit.*, p. 272). »

En 1899, Carlier étudie la cellule gastrique du Triton ; il signale, chez un animal à jeun de dix jours, des cellules contenant un grand nombre de granules de zymogène éosinophiles ; les noyaux présentent les caractères décrits déjà par Langley : « The chromatin is somewhat small in amount and split up into irregular masses... the nucleoli are multiple and not surrounded by a ring of chromatin » ; tout en constatant le passage, *à travers la membrane nucléaire*, d'un ou plusieurs nucléoles, l'auteur n'en conclut pas que ces éléments puissent être directement convertis en grains de zymogène ; l'exode du nucléole étant un phénomène constant de l'activité nucléaire. Carlier ne distingue pas, dans la

(*) Pour mettre en évidence le fer organique, Macallum procède de la façon suivante : des coupes fixées par l'alcool absolu sont plongées dans de l'alcool sulfurique à 4 p. 100 d'acide ; on les y maintient trois à six heures à 37°, on lave dans alcool jusqu'à perte d'acidité, on transporte ensuite dans une solution acide de ferrocyanure, *ou dans une solution à 0,5 p. 100 d'hématoxyline dans l'eau* (Macallum, *Journal of Physiology*, vol. XXII, 1897).

lumière, de grains de sécrétion : « from which it may be concluded that the granula dissolve in the protoplasma before the secretion leaves the cell... » Mes propres recherches s'accordent tout à fait avec celles de Carlier, le zymogène ou plutôt la prozymase étant excrétée sous forme liquide ; comme pour Macallum et Bensley, le zymogène est précédé de la formation de *prozymogène*, en vertu de l'activité du noyau : « the nucleus commences to form a new supply of prozymogen at the expenses of its store of chromatin, and that the movement, of the chromatin towards the nuclear membrane and its application to its inneer surface, is of service in facilitating this process... », mais le pouvoir du noyau d'élaborer du prozymogène est limité ; lorsque sa chromatine est réduite à un certain degré, il ne peut plus produire de prozymogène ; il faut que le renouvellement de la chromatine soit effectué, ce qui a lieu par la pénétration dans le caryoplasma d'une substance albuminoïde facilement coagulable, produisant un grand nombre de granules de lanthanine.

Ergastoplasma. — C'est en général à Solger (1) que l'on attribue l'honneur d'avoir signalé le premier, dans les cellules à zymogène, l'existence de formations filamenteuses, (*Basalfilamente*, Solger, 2), hématéinophiles, auxquelles il attache peu d'importance morphologique et physiologique. Il se borne à constater la diminution de leur électivité chromatique, au fur et à mesure que la cellule se décharge de son produit de sécrétion.

En 1895, Erik Müller et Mouret, la même année, décrivaient ces formations : le *prozymogène* de Mouret d'origine cytoplasmique. En 1896, Meyer, dans sa classification des parties constituantes de la cellule végétale uninucléée, distingue : les *formations ergastiques*, constituées par le travail du protoplasma et se divisant en *enclaves* et en *excreta*. Les *enclaves* naissent dans les organes protoplasmiques : cytoplasma et noyau, trophoplastes ; les *excreta* équivalent aux enclaves, mais sont rejetées à l'extérieur des organes.

En 1897, dans une note préliminaire, Garnier (1) reconnaît, dans la sous-maxillaire de l'Homme les filaments basaux, et, le premier, essaye d'établir leur rôle dans le mécanisme fonctionnel de la cellule glandulaire. Il leur donne, d'accord avec M. et P. Bouin qui, en même temps, décrivaient ces filaments dans le protoplasma de la cellule mère du sac embryonnaire des Liliacées, le nom d'*ergastoplasma* (de ἐργάζομαι, élaborer en transformant). Morphologiquement, les filaments ergastoplasmiques sont reconnus par les caractères suivants : forme filamenteuse, rectiligne ou sinueuse, rapports avec le reste de la trame cytoplasmique avec laquelle ils sont continus, groupement en faisceaux de fibres parallèles ou en tourbillons, situation basale ; enfin, le caractère le plus important réside en leur apparition, dans une cellule glandulaire, le plus souvent vide de grains, à un moment donné où cette cellule est en activité. L'analyse chromatique les distingue par leur affinité pour la safranine et l'hématoxyline ferrique. L'origine de ces éléments est établie par Garnier (*loc. cit.*, p. 80) de la façon suivante : « Dans une cellule qui sécrète, la masse cytoplasmique basale, sous l'influence de l'excitation et de l'apport plus grand de matériaux nutritifs, se différencie en filaments ramifiés, à réaction faiblement basophile, plutôt même acidophile ; en conséquence des mêmes excitations, le noyau s'est hypertrophié, les nucléoles ont cédé de leur substance au suc nucléaire, et celui-ci par exosmose cède à son tour de la chromatine au cytoplasma basal ; les filaments deviennent alors basophiles, puis ils cèdent leur matière chromatique au réticulum plasmatique et bientôt les formations ergastoplasmiques disparaissent ; dans les cellules séreuses ils élaborent le *prozymogène*. »

Depuis les travaux de Garnier et Bouin, un très grand nombre de chercheurs ont retrouvé ces filaments basaux. Théohari les signale, en 1899, dans les cellules principales de la muqueuse gastrique du Chien ; Laguesse et Jouvenel dans la sous-maxillaire de l'Homme ; Laguesse (5) dans les

cellules pancréatiques de la Salamandre, il les assimile au « *prozymogène* » ; « en effet, non seulement je les ai vus par places variqueux, chaque varicosité contenant une granulation mate, plus foncée, hématéinophile, mais, beaucoup plus rarement il est vrai, j'y ai trouvé un ou plusieurs grains réfringents de même aspect que le zymogène. Enfin, j'ai isolé maintes fois des files de grains de zymogène, unis encore entre eux par un mince filament, dans l'intérieur duquel ils semblaient s'être développés. » C'est une opinion à peu près semblable que Théohari (1900) soutient dans sa thèse de médecine : « Les filaments basaux se transforment, sur place, en chaînettes de granulations, ayant de l'affinité pour les couleurs acides d'aniline. Puis ces fines granulations s'isolent de la chaînette... » plus loin : « en pilocarpinisant... Ce fait prouve que la cellule épuisée par une sécrétion prolongée a utilisé toute sa réserve de *prozymogène* (portion basale) ; celle-ci usée, la cellule ne peut plus fabriquer de grains de ferment (*loc. cit.*, pp. 84-85) ». Mais Théohari ne se prononce pas sur l'origine des filaments basaux.

Krause (1897), dans les glandes salivaires, Bensley dans les cellules gastriques, Léger et Dubosq, Regaud et Policard, Zimmermann, Limon, Jouvenel, Vignon, Mlle Loyez, Camillo Schneider (Sekretfibrillen), Kranenburg, Conte et Vaney, ont signalé l'ergastoplasma dans diverses cellules en activité, s'accordant, pour la plupart, à lui reconnaître un rôle d'élaboration.

Le professeur Renaut (2) fait de l'ergastoplasma le *protoplasma extracteur*, sorte de filtre électif, au travers duquel diffusent le liquide des vacuoles et les autres matériaux de la sécrétion future. L'ergastoplasma serait, non une édification fixe du protoplasma, mais une différenciation temporaire de ce même protoplasma. Il ne pourrait pas être défini par sa forme filaire ou feuilletée, etc., cette apparence pouvant être due, non à une structure spécifique, mais à des lignes de force répondant au mouvement d'extraction dans un sens déterminé, et que certains réactifs,

fixent sous la forme fibrillaire ou lamellaire ; ces éléments affectent d'ailleurs un chimisme particulier qui leur permet de fixer les colorants basiques.

Si je me range très volontiers à l'opinion de Renaut, pour qui la structure filaire des éléments ergastoplasmiques reconnaît des actions passives, mécaniques, liées à la nutrition glandulaire, c'est qu'il me semble bien difficile d'invoquer une autre cause, dans l'explication de cette structure filamenteuse. Cette raison d'ailleurs a été admise par Garnier lui-même, qui dit en effet (*loc. cit.*) : « Tout d'abord, sa masse cytoplasmique, à peu près homogène, va se différencier dans sa partie basale, sous l'influence, à la fois, de l'excitation et de l'apport plus grand de matériaux nutritifs, résultant de la vaso-dilatation de la glande. Cette différenciation aura pour conséquence la création d'images filamenteuses, ramifiées (*loc. cit.*, p. 80) ». Mais, pour Renaut, les éléments de l'ergastoplasma « affectent un chimisme particulier, qui leur permet de fixer électivement les couleurs dites basiques ». A mon avis, les affinités chromatiques ne peuvent pas s'expliquer en invoquant un chimisme particulier, en soi, de l'ergastoplasma. En effet, dans une cellule au repos, la zone basale ne se distingue pas chromatiquement de la zone apicale, ou elle s'en distingue par son acidophilie ; la zone apicale gorgée de grains de sécrétion pouvant être, suivant l'état de ces grains, acidophile ou fortement basophile. Au contraire, dans une cellule en activité, la zone basale devient basophile, la zone apicale, acidophile. La basophilie de la zone basale reconnaît l'une des causes suivantes : ou bien elle agit par son « chimisme particulier » sur les substances alimentaires, immédiatement transformées en cette région, et devient alors basophile ; ou bien, la basophilie de l'ergastoplasma est due à l'imbibition de substance nucléaire exosmosée. Dans le premier cas, l'ergastoplasma est essentiellement un protoplasma élaborateur ; dans le second cas, il est encore élaborateur, mais il se révèle surtout, et primitivement, comme

l'expression figurée d'une structure cytoplasmique, caractérisant une cellule dans le travail d'élaboration de laquelle le noyau intervient activement.

En schématisant les affinités chromatiques successivement présentées par les filaments ergastoplasmiques, on reconnaît les trois états suivants : 1° au début de l'excrétion exocellulaire : acidophilie ; 2° en pleine excrétion exocellulaire : basophilie; 3° à la période de charge : basophilie qui devient acidophilie, si la cellule continue à excréter, puis disparition de ces formations filamenteuses. Comme le stade de basophilie coïncide, ainsi que je l'ai constaté, avec la régression chromatinienne du noyau, comme les filaments ergastoplasmiques existent bien à l'état d'individus anatomiques, isolables par dissociation (*), — ainsi que l'a démontré le professeur Laguesse, dans le pancréas de la Salamandre, — on est tout naturellement amené à cette conception : les filaments ergastoplasmiques, plongés dans l'aire de diffusion de la substance chromatique venue du noyau, fixent celles-ci de la même façon qu'un fil de soie ou une floche de laine, plongés dans une solution colorante, fixent le pigment. Ainsi s'accordent : la basophilie intermittente des filaments basaux, la régression chromatinienne et le rôle *extracteur* des formations ergastoplasmiques. L'extraction de la chromatine diffusée du noyau, dans le protoplasma périnucléaire, par les filaments basaux acidophiles, serait un phénomène analogue à l'extraction d'une matière colorante en solution, par une fibre appropriée. Le filament basal acidophile, devenu filament ergastoplasmique basophile, peut être considéré comme une dissolution solide de la chromatine, dans la substance du filament. Rien ne s'oppose d'ailleurs à ce qu'il puisse y avoir réaction chimique entre les groupes salifiables des substances en présence. Et ainsi, je ne vois pas qu'il y ait

(*) Je rappelle à ce propos les observations de Michaëlis sur le pancréas et la parotide. Cet auteur a coloré sur le vivant, au moyen du vert Janus, de petits filaments ou bâtonnets droits ou courbés. Cet auteur n'assimile pas ces formations aux filaments basaux de Solger.

lieu d'attribuer aux seuls filaments ergastoplasmiques, à l'exclusion de toute autre partie du protoplasma basal, le rôle élaborateur; la présence dans certaines cellules d'une zone basale à basophilie diffuse s'élève contre cette opinion. Je dirai donc, en résumé: l'ergastoplasma est l'expression figurée d'un stade de l'élaboration nucléaire. Il se rencontrera dans toutes les cellules dans le travail d'élaboration desquelles le noyau intervient activement, c'est ce qui a lieu pour les cellules à zymogène en particulier. Si, sous l'influence d'une cause perturbatrice quelconque, la cellule perd sa propriété de sécréter des grains de zymogène, son ergastoplasma disparaît; en même temps, on constate une altération des noyaux.

Ces constatations reposent sur des expériences de Cade, de Lion et Théohari. « La disparition des cellules bordantes, au niveau et au pourtour de la gastro-entérostomie, n'est point le seul fait sur lequel nous voulons insister. La transformation progressive des cellules principales constitue, elle aussi, un processus intéressant : ces éléments perdent leurs granulations caractéristiques en même temps que cette différenciation basale, décrite par Bensley, Zimmermann, Théohari, etc., à laquelle Ch. Garnier a donné le nom général d'ergastoplasma. On sait qu'actuellement on tend à faire jouer à cette différenciation cytoplasmique un rôle important dans le processus de sécrétion. La disparition parallèle des granulations et de l'ergastoplasme, telle que nous l'avons constatée tendrait donc, elle aussi, à confirmer ces conclusions (Cade, *loc. cit.*, p. 258-59) (1). »

Lion et Théohari constatent d'autre part, que, chez le Chien, après vagotomie double, les cellules principales du fond n'ont pas de *grains de sécrétion*, présentent un aspect clair et sont dépourvues de *formations basales*. Dans un travail analogue, Cade conclut que : deux mois après la vagotomie double, les cellules principales du fond, chez le Chien, ont un cytoplasma moins *chromatophile*, sans différenciation basale, les granulations de ségrégation sont moins

abondantes, les noyaux peuvent être légèrement ratatinés.

Ainsi, l'ergastoplasma ne reconnaît pas une origine tantôt nucléaire, tantôt cytoplasmique, comme le demande Vignon (2), mais toujours une double origine : cytoplasmique et nucléaire; le cytoplasma basal ne peut être chromatiquement reconnu comme différencié en ergastoplasma, qu'après intervention des substances nucléaires exosmosées.

Ce travail était déjà à l'impression lorsque j'ai eu connaissance de la note de MM. Conte et Vaney, sur l'origine des formations ergastoplasmiques (2 mars 1903). Ces auteurs, étudiant la cellule trachéale d'Œstre, y ont vu que « le réseau protoplasmique des cellules trachéales comprend du protoplasma proprement dit et des traînées fortement safranophiles, correspondant au protoplasma différencié de Prenant. Les fusées safranophiles paraissent formées d'une substance assez fluide, qui s'écoule dans les travées du réseau protoplasmique et s'y ramifie... l'accroissement de ces formations se ferait dans le protoplasma. L'étude de la membrane nucléaire permet de comprendre l'origine chromatique de l'ergastoplasma. »

A cette question de l'ergastoplasma se rattache celle des *Mitochondres* de Benda, granulations destinées à fournir le matériel cellulaire, se distinguant des granules d'Altmann en ce qu'ils sont une partie constituante d'une portion limitée des filaments cellulaires, que leur chromaticité caractérise ; ces « *Mitochondria* », comme Benda l'a reconnu lui-même, sont tout à fait comparables à l'ergastoplasma de Bouin et Garnier, sous sa forme filamenteuse. Je n'insisterai pas sur ces formations, pas plus que sur les « *Plasmosomes* » d'Arnold, cet auteur ayant réservé la signification de ces corps.

En 1901, Cade (2), étudiant les cellules de l'estomac des Mammifères (Homme, Chat, Rat, Souris, Marmotte, Hérisson), reconnaît dans l'élaboration des grains y contenus (zymogène, prézymogène, prozymogène, pepsinogène des auteurs) — et qu'il appelle, pour éviter un terme préjugeant

de leur nature : *grains de ségrégation* (de *segregare*, choisir) — deux phases principales : 1° une phase de mise en charge ; 2° une phase de maturité.

L'élément cellulaire à la phase de maturité est celui qui a terminé la fabrication de son matériel de sécrétion, et qui attend l'ordre de l'excréter ; à l'*état de maturité*, la cellule renferme de gros grains colorés par le bleu Victoria, les uns en bleu foncé, d'autres plus pâles, cet état de maturité est suivi de l'excrétion extracellulaire.

C'est au sein du cytoplasma que se différencient les gros grains fabriqués par les cellules principales du fond; ces grains sont expulsés ultérieurement sous cette forme ou dissous. Décrivant l'ergastoplasma, Cade pense que c'est là une modification cytoplasmique, de constitution morphologique obscure, utilisable sans doute par les cellules, non seulement pour la fabrication des ferments, mais encore intervenant peut-être dans le mouvement de la sécrétion aquipare. Il lui semble téméraire d'affirmer une intervention du noyau et en particulier de la chromatine dans le processus de la sécrétion, « la chromatine constituerait plutôt une réserve de nourriture qui, en assurant la nutrition de l'élément, lui permet de déployer toute son activité en vue du travail de ségrégation ». En 1902, Regaud et Policard, dans les cellules de l'épithélium des « tubuli contorti » du rein de la Lamproie, emploient également le terme de *grains de ségrégation*, pour désigner des corps safranophiles, visibles après fixation au Bouin ; non fixés par le bichromate acétique, ces grains sont exclusivement rencontrés dans la zone supranucléaire ; ces auteurs les considèrent comme distincts du protoplasma, mais élaborés par lui et en faisant partie. Quelques semaines avant le mémoire précédent, Regaud (2), reconnaissant, dans certaines cellules, la coexistence d'une variété de chromatine et d'un produit de ségrégation intraprotoplasmique à mêmes réactions chromatiques, séparés seulement par la membrane nucléaire, n'hésitait pas à supposer entre *ces deux substances* des *rela-*

tions étroites... « Cette hypothèse serait d'accord avec certains faits observés par M. Prenant et ses élèves relativement aux rapports qui existent entre le noyau et les formations ergastoplasmiques. »

§ 4. — Hylogénèse et hylogènes.

J'ai voulu exposer séparément le mémoire que Mathews consacra en 1899 à l'explication du métabolisme cellulaire. Les conceptions précédentes sont grossières évidemment, puisque les plus achevées d'entre elles, élaborées après l'emploi de techniques perfectionnées multiples, aboutissent en définitive bien plus à une dissociation plus fine des variations morphologiques de la cellule, pendant ses modalités diverses, qu'à l'explication du phénomène sécrétoire en lui-même. Mathews leur oppose une doctrine séduisante, s'appuyant sur des faits indéniables, sur des réactions chimiques qui se formulent. Faits et réactions sont malheureusement, sinon étrangers, du moins très éloignés du sujet qu'aborde Mathews et ne peuvent lui être mis en parallèle jusqu'à ce jour, qu'à grand renfort d'hypothèses.

L'auteur commence par nous affirmer que les faibles variations de structure que le noyau de la cellule à zymogène présente pendant l'activité cellulaire : exhaustion, rides de la membrane, ne constituent pas pour lui de suffisants témoignages pour conclure au rôle actif de cet élément, pas plus d'ailleurs que les changements ayant pour siège le corps cellulaire : « The various changes undergone by the cell during secretion I believe to be passive rather than active » ; ces changements sont probablement la démonstration, rendue visible, du courant lymphatique pendant la sécrétion. Cette hypothèse explique très suffisamment d'après son auteur, et il semble en effet que cela soit, les mouvements des granules de la base à la lumière, le transport du noyau dans la même direction, la striation du cytoplasma parallèle à l'axe longitudinal de la cellule. Cette conclu-

sion n'est pas d'accord avec l'opinion courante, qui considère la sécrétion comme une fonction cellulaire active. Je crois, dit Mathews, que cette opinion erronée résulte de la confusion que les auteurs apportent dans l'emploi du mot sécrétion. Par le terme *sécrétion*, j'entends le processus de décharge des produits métaboliques de la cellule; pour le processus de formation de ces produits, Mathews propose le mot, très explicite, d'*hylogénèse*. Le processus de sécrétion propre, « or discharge of the metabolic products from the secretory cell », se compose des compressions musculaires agissant sur la cellule, du mouvement causé par les échanges lymphatiques, des phénomènes d'osmose et de filtration, des phénomènes de turgescence cellulaire, des phénomènes de dégénérescence. Bien que je me sois volontairement éloigné de toute critique, dans les pages précédentes, où seuls des faits étaient rapportés et appréciés selon les vues spéciales à leur auteur, il me semble qu'avant de continuer l'exposé des théories de Mathews, il est nécessaire de faire remarquer que la façon dont cet auteur comprend le terme : sécrétion, ne peut pas être admise. Peut-on tout d'abord concevoir que des cellules puissent être, à l'exclusion des autres, considérées comme glandulaires? Y a-t-il une fonction sécrétrice? Ce n'est pas l'avis de Mathews. Il y a longtemps déjà que Ranvier (1887) avait posé la question : « L'élaboration au sein du protoplasma d'une substance définie est l'*acte sécrétoire* par excellence, tandis que le départ de cette substance est bien plutôt un *acte d'excrétion*. A ce point de vue toute cellule vivante est une cellule glandulaire, car toute cellule vivante élabore dans son intérieur un certain produit qu'elle utilise ou qu'elle rejette ». Pareillement, conclut Renaut (p. 60, t. II) : « *L'activité sécrétoire* consiste dans une série d'opérations intérieures en vertu desquelles une *cellule élabore*, au sein de son protoplasma, des substances particulières, distinctes du protoplasma lui-même et destinées à être *dépensées* ensuite, soit en dehors, soit à l'intérieur même de la cel-

lule, dans l'accomplissement d'un acte fonctionnel...

« ... Envisagée de cette manière, l'activité sécrétoire n'apparaît pas dévolue seulement aux cellules des épithéliums glandulaires ; elle constitue l'une des propriétés cardinales du protoplasma, alors même qu'il n'a subi aucune différenciation... Nous dirons maintenant qu'une cellule devient *glandulaire* lorsque chez elle l'activité sécrétoire se développe, prend le pas et fait de cette cellule un instrument différencié en vue de la sécrétion. » Ainsi, Ranvier, Renaut et Mathews se rencontrent dans l'affirmation de la non-spécificité du protoplasma; il est parfaitement évident, et tous les histologistes sont d'accord sans doute sur ce point, que la propriété d'élaborer des substances différentes de lui-même, dans son sein et au moyen de matériaux puisés au dehors, est une propriété générale du protoplasma et la manifestation de la vie, de quelque cellule que ce soit ; mais, comme le demande le professeur Gley « n'arrive-t-on pas à confondre la sécrétion en définitive avec les actes mêmes de la nutrition cellulaire? » c'est l'opinion de l'éminent physiologiste et nous conclurons, d'accord avec lui et le professeur Nicolas (3) que : toute cellule glandulaire se caractérise, en dehors des actes intimes de sa nutrition, par le fait que les substances nouvelles dérivées de ces actes sont destinées, non à être emmagasinées ou consommées sur place par l'élément qui les a produites, mais à être rejetées en dehors de lui ; « c'est de l'union très intime de ces deux opérations, *sécrétion* et *excrétion* que résulte la fonction sécrétoire de la cellule, la phase d'élaboration, ou sécrétoire, n'existant qu'en vue de la phase d'excrétion » (Gley, *loc. cit.*) ; et ainsi, il nous apparaît bien qu'en créant ce néologisme « *hylogénèse* », pour désigner les différents actes du métabolisme cellulaire, Mathews applique un nom nouveau à des choses anciennes et qu'en considérant, comme l'acte véritablement sécrétoire, le rejet à l'extérieur des *hylogènes*, cet auteur tombe dans l'interprétation, que depuis le travail de Van Gehuchten (2), tous les auteurs sont d'accord pour

considérer comme fausse : « C'est pour ce motif que nous admettons, avec Ranvier, que la sécrétion n'est pas un phénomène souvent passif par lequel les produits sécrétés se séparent de la cellule qui les a produits, mais bien l'acte énergique et tout vital par lequel une cellule glandulaire forme dans son sein, par transformation physique ou chimique de certaines parties de son protoplasma, les produits qui doivent être déversés au dehors. C'est là l'acte essentiel, l'acte initial, le *véritable acte de sécrétion*. Et nous donnons le nom d'*excrétion* au processus employé par la cellule glandulaire pour se débarrasser des produits sécrétés. » (Van Gehuchten, *loc. cit.*)

Ces observations basées sur l'opinion d'autorités reconnues étant admises, envisageons comment *Mathews* entend son hyglogénèse.

L'*hylogénèse*, c'est la transformation du protoplasma cellulaire indifférent, transformation totale ou partielle, en produits différenciés d'espèces variées ; les corps ainsi formés sont les *hylogènes*. Dans toute glande qui sécrète, les hylogènes sont plus ou moins complètement évacués, en même temps que se forme un protoplasma indifférent, substance mère de laquelle, quels que soient leurs caractères, les hylogènes sont dérivés et qu'ils remplacent, pendant le *repos glandulaire*. [Nous dirions pendant l'activité : ... « on est arrivé à cette situation bizarre d'appeler cellule glandulaire *au repos* une cellule qui élabore dans son sein les produits à éliminer, et qui est par conséquent, en pleine activité... Van Gehuchten, *loc. cit.* (2) ».] Les hylogènes apparaissent dans la cellule glandulaire d'une manière caractéristique, presque invariablement au pôle apical de la cellule, ils ne se rapprochent du noyau qu'insensiblement, de ce fait : « It is highly improbable, therefore, that the nucleus is actively concerned in such protoplasmic degenerations or differenciations » ; je fais simplement remarquer ici quel nombre d'observations antérieures cette affirmation contredit ; les différenciations granuleuses ou filamen-

teuses étant, dans la plupart des cas, primitivement basales et périnucléaires. Quel est donc le rôle dévolu au noyau ? « The Nucleus is the center of the synthetic Metabolism through which new protoplasm is founded ». De ces deux faits : 1° apparition au début de la *sécrétion* (selon l'opinion de Mathews) de nouveau protoplasma, toujours voisin du noyau ; et 2° persistance pour la cellule du pouvoir de reformer du protoplasma, malgré que celui-ci ait pu se trouver totalement transformé en hylogènes et expulsé de ce fait ; de ces deux faits, donc, l'auteur conclut que l'action synthétique est effectuée non pas par une coopération du noyau et du cytoplasma comme le pense Verworn (1), mais que le pouvoir synthétique réside dans le noyau seul par son élément chromatique : « From the evidence of hylogenesis and regeneration, the synthetic principle of the cell seems to reside in the nucleus alone and not in a combination of nucleus and cytoplasma ». En définitive, la *chromatine* est donc le siège du pouvoir synthétique. Cette assertion, l'auteur l'appuie sur :

1° La présence de chromatine dans tous les noyaux ; ceci suggère que si quelque fonction lui est dévolue, elle est commune à toute matière vivante.

2° La chromatine de toutes les cellules présente certaines constantes, dont la plus remarquable est de contenir dans sa molécule un radical particulier, l'acide nucléinique, qui n'existe dans aucun autre élément cellulaire. L'auteur énumère en outre un certain nombre de « raisons histologiques » qui semblent bien devoir faire attribuer à cette substance une spécificité physiologique.

Enfin, il existe dans la nucléine un groupe $C^5H^5N^5$ adénine, polymère de l'acide hydrocyanique ; dans certaines

(1) « Ni le protoplasma ni le noyau pris isolément ne jouent le rôle principal dans la vie de la cellule, mais tous deux participent d'égale manière à l'accomplissement des phènomènes vitaux. » (Verworn, *Physiologie générale*, 1900, p. 565). — Voy. tout le chapitre : *Noyau et protoplasma comme membres de la chaîne des échanges dans la cellule*, p. 565 et suivantes, et *Rev. Gén. des Sc.*, 1901.

conditions (oxydations par exemple) pouvant se rencontrer dans la cellule vivante, ce corps se convertit en substance ayant tendance à se transformer en combinaisons complexes, d'où résultent des composés organiques tels que l'albumine ; l'auteur tire de ce fait un argument chimique évident.

L'affinité marquée de l'acide nucléinique pour l'albumine, et les combinaisons que forment entre elles protamines et albumoses seraient aussi significatives. Admettons donc que la chromatine renferme ce que Mathews appelle le pouvoir synthétique — et il semble *a priori*, sans insister sur les multiples raisons histologiques, qu'il n'y ait pas lieu d'en douter — de quelle nature est le processus de cette synthèse ? C'est ici que toute l'originalité de cette théorie intervient et que son exposé séduit, parce qu'il repose sur un nombre respectable de faits indéniables, desquels il est aujourd'hui habituel de rapprocher les phénomènes physico-chimiques dont l'explication reste mystérieuse. Pour Mathews, le pouvoir synthétique est réalisé par la chromatine, en vertu d'une action analogue à celles appelées catalytiques ou fermentatives. Une telle analogie a été déjà remarquée par Hoppe-Seyler, Halliburton, Claude Bernard, Driesch ; le professeur Renaut écrit : « Toute cellule vivante, en mettant en jeu son activité dans un sens quelconque, se comporte au fond comme une levure ou comme un ferment bactérien, elle réalise elle aussi, à proprement parler, un ferment vivant (*loc. cit.*, p. 62) » (1) ; en faveur de cette interprétation parle aussi le professeur Delage : « Il reste à déterminer lesquels parmi les nombreux excitants possibles interviennent effectivement dans la fécondation normale... celle d'un apport de *ferments spécifiques* mérite d'être recherchée avec soin (*) ». Mais avant Mathews, aucun auteur n'avait indiqué l'élément jouant ce rôle de ferment, et n'avait donné une forme sinon définitive au moins presque

(*) Je signale encore, à propos de cette question, la conférence du professeur Franz Hofmeister sur *die chemische Organisation der Zelle*, édit., Friedrich Vieweg Braunschweig, 1901.

complète à cette hypothèse. Les similitudes que le métabolisme synthétique montre avec les réations fermentaires sont les suivantes :

1° En présence du protoplasma, les matières nutritives, inertes vis-à-vis l'une de l'autre, se combinent et forment des substances nouvelles.

2° Une très petite quantité de protoplasma est capable de changer une très grande quantité de matière nutritive.

Ces arguments peuvent s'admettre, quand on considère des actions synthétiques ; mais un grand nombre d'actions fermentaires sont analytiques (protéolyse).

Mathews rappelle l'opinion de Lea, d'Halliburton, suivant lesquels, dans ce cas, le ferment s'unit avec la substance pour former une molécule complexe ; à la fin de l'action celle-ci se désintègre, mettant en liberté le ferment non altéré. On peut concevoir, ajoute Mathews, que les particules nutritives s'unissent progressivement avec le protoplasma, et que cette molécule complexe se désintègre ultérieurement. Mais pourquoi la chromatine, plutôt que tel autre élément du noyau, serait-elle le siège du pouvoir synthétique ? sur quoi repose la conception de ce « *chromatin-ferment* » ? Elle repose sur des expériences de Pekelharing et Halliburton, affirmant que le fibrin-ferment est une nucléo-protéide, en d'autres mots de la chromatine. Wooldrige et Halliburton trouvent qu'il est possible de retirer, de presque toutes glandes et tous organes, une substance provoquant la coagulation du sang. La chromatine n'est pas un produit étranger entraîné dans la préparation du fibrin-ferment. Pekelharing trouve, en effet, que le fibrin-ferment, soumis à la digestion peptique, laisse un résidu constitué par une nucléine vraie ; ce fait est confirmé par Halliburton, et aussi indirectement par Lilienfeld, qui trouve que les noyaux des cellules lymphatiques sont spécialement actifs dans la coagulation.

Ainsi, quoiqu'il soit très difficile d'exclure la possibilité que le fibrin-ferment soit simplement un corps caché (« entangled ») dans la nucléo-protéide, encore y a-t-il certaines

évidences à penser qu'il est lui-même une nucléo-protéide.

De l'accumulation de ces faits, Mathews pense justifier cette idée que l'excitant du métabolisme synthétique, en vertu duquel de nouveau protoplasma est formé, réside dans la chromatine ; que ce métabolisme est identique ou similaire aux réactions fermentatives, et que la chromatine est un ferment ou un corps ayant une action analogue.

De plus, s'il est vrai que la chromatine soit un ferment, il peut être également vrai que la nature et les quantités relatives des différents éléments cellulaires dépendent, pour une cellule donnée, et des conditions présentées par la cellule au moment de leur formation, et des caractères de la nourriture ; en d'autres termes, que les produits finaux de la réaction, ici comme hors de la cellule, dépendent des substances entrées en relation. Un fait très important découle de cette hypothèse : en faisant varier les conditions de nourriture, on pourra former des chromatines d'espèces différentes. Dans cette conclusion, Mathews explique ainsi, sans en parler, les expériences réalisées sur les variations de pouvoir fermentatif présentées par un même organe, après tel ou tel régime : expériences de Vassilief, Dubourg, Portier et Bierry, Maumus et Launoy (*). Si j'ai tenu à faire ici une sorte de compte rendu des recherches de Mathews, ce n'est pas tant que je partage ses idées, puisque, dans son hylogénèse, tout le travail de formation des hylogènes est intracytoplasmique, la chromatine n'intervenant que pour refaire du protoplasma nouveau ; mais, c'est que, réserves faites sur ce qu'il faut entendre par sécrétion, le rôle attribué par Mathews à la chromatine me semble assez important pour que, dans cette introduction, il m'ait paru nécessaire d'en parler longuement. Que cette théorie repose sur des arguments spécieux, sans doute ; qu'elle tende à expliquer des phénomènes inconnus, par la présence d'agents inconnus, en les comparant à des actions dont on sait peu de chose de

(*) Voy. la bibliographie de cette question : *in* Maumus, *Les cæcunis des Oiseaux* (Thèse de doctorat ès sciences. Paris, Ann. sc. nat., 1902).

précis, c'est inévitablement la critique que suggère le travail de Mathews *. L'inconnu ne s'explique pas par l'hypothèse, mais l'hypothèse a souvent précédé les faits ; elle incite en tout cas à les rechercher, et, à ce titre, on peut dire que le travail de Mathews doit être fécond en résultats, puisqu'il a nettement tracé une nouvelle direction de recherche.

(*) Les travaux de S. Lillie ont récemment fait sortir du domaine spéculatif les idées de Mathews, et leur apportent des arguments favorables, expérimentaux, de très haute valeur. Lillie a en effet montré que, si on met en contact avec des cellules vivantes différentes solutions : 1° une solution aqueuse contenant une petite quantité d'α-naphtol et de paradiamidobenzène en quantités équimoléculaires, ou encore 2° un mélange de diméthylparadiamidobenzène et d'α-naphtol, ou 3° un mélange de phénol et de paradiamidobenzène ; 4° enfin, un mélange d'aniline et de paradiamidobenzène, on obtient au niveau du noyau des colorations qui prouvent que les solutions ont été oxydées. La solution 1 donne en s'oxydant de l'indophénol, elle devient violette ; la solution 2 donne en s'oxydant une coloration bleu verdâtre ; la solution 3 donne par oxydation de la quinone anilinimide violette ; la solution 4 donne par oxydation du bleu de phénylène.

Sur des tranches minces de tissus, la propriété oxydante est essentiellement localisée dans la substance nucléaire : les oxydations sont maxima, au niveau de la surface de séparation du noyau et du cytoplasma.

PREMIÈRE PARTIE

RECHERCHES SUR LA CYTOGÉNÈSE DU GRAIN DE VENIN ET DU GRAIN DE FERMENT

CHAPITRE PREMIER

L'ÉLABORATION DU VÉNOGÈNE ET DU VENIN

§ 1. — Homologie de la glande venimeuse de la Vipère et de la glande parotide de la Couleuvre.

C'est seulement avec Leydig (2) que la présence, chez les Couleuvres, d'une glande analogue à la glande venimeuse des Solénoglyphes, se trouve affirmée et démontrée. Dans son étude sur la Couleuvre à collier, Leydig, décrivant la glande labiale supérieure ou glande maxillaire supérieure, constate qu'elle se divise en deux parties distinctes, traduites par une couleur différente et une forme différente de leurs follicules ; la partie postérieure, dit-il, est grise, la partie principale est jaunâtre ; les follicules de la partie jaunâtre sont plus grands que ceux de la partie grise ; ces différences externes traduisent des différences internes profondes. Dans ses conclusions, le grand histologiste est plus affirmatif encore (*loc. cit.*, p. 643) : « Chez les Serpents non venimeux de cette contrée, relativement à leur appareil salivaire, nous voyons déjà le commencement de ces formations qui se spécialisent chez les Ophidiens suspects (Opisthoglyphes), pour donner naissance chez les Ophidiens venimeux, à la glande proprement dite... cette portion de la glande labiale supérieure représente, sans aucun doute,

la glande décrite par Schlegel et Duvernoy chez les Serpents à dents cannelées, et nous pensons également que la glande à venin des Serpents à dents creuses, serait l'homologue de cette glande... ; au point de vue physiologique elles s'accordent entre elles, en ce fait que leur *sécrétion a une action toxique forte*. Nous devons donc nous fortifier dans cette opinion que la glande à venin, comme déjà Rudolphi et Meckel le pensaient, est comparable à la parotide ; avec cette addition que la même glande des Serpents à dents creuses s'étend par les Serpents à dents cannelées jusqu'à ceux à dents solides. » Ainsi donc, dès 1873, Leydig faisait la démonstration morphologique, histologique et physiologique de l'existence d'une glande à venin chez les Reptiles réputés inoffensifs. Cette découverte d'un si haut intérêt au point de vue phylogénétique devait être confirmée et étendue, avec tout l'éclat que l'on sait, par MM. Phisalix et Bertrand, plus récemment encore par A. Alcock et Rogers.

Avec Leydig aussi, les connaissances de la fine structure des glandes des Ophidiens sont complétées. Avant lui Thomas Smith, Brandt et Ratzeburg, Joh. Müller avaient tenté une description d'anatomie microscopique ; il n'y a guère à retenir que les données, pour imparfaites qu'elles soient, de J. Müller. Owen (*loc. cit.*) dit que dans une glande à venin : « each gland consists of a number of elongated narrow lobes, extending from the main duct which runs along the lower border of the gland upwards and slightly backwards, each lobe gives of lobules throughout its extent, thus presenting a pinnatifid structure, and each lobule is subdivided into smaller secerning caeca which constitute the ultimate structure of the gland. » A cette description qui est bien, schématiquement, celle d'une glande en tubes ramifiés, il faut joindre celles de J. Müller (*loc. cit.*), de Fischer (cité par Meyer), de Cantor et de Bächtold, sur la structure de la glande à venin des Serpents marins ; Meyer donne une description de l'épithélium sécréteur du

Pelias berus, et entrant même dans des détails de cytologie fine, il nous apprend que : « dans les cellules claires comme du verre qui constituent l'épithélium de la glande à venin, il se trouve des petits grains à contour régulier et bien net qui se montrent, dans des dissociations de glande fraîche, animés d'un mouvement moléculaire; grains dont le plus grand nombre est expulsé avec la sécrétion » ; dans ses autres travaux sur *Causus rhombeatus*, Wagl, *Callophis intestinalis*, Laun. et *C. bivirgatus*, Schlegel Bon., le même auteur ne parle plus de semblables granulations. Malgré cette très importante découverte de Meyer, Leydig est assurément le premier auteur qui, chez les *Vip. berus*, *Vip. ammodytes* et plusieurs Couleuvres ait donné une description d'anatomie microscopique fine. Je ne m'arrête pas sur les détails de structure de la membrane fibreuse qui enveloppe la glande, ni sur les espaces lymphatiques décrits par Leydig (Lymphräume), espaces qui ne sont autre chose que du tissu conjonctif, pour insister seulement sur la description de l'épithélium : « l'épithélium d'une glande à venin conservé dans l'alcool consiste, d'après Leydig, en petites cellules cylindriques, basses, à noyau médian, les cellules à l'extrémité libre sont souvent terminées en pointe », ce qui, dit l'auteur, est sans doute l'effet de l'alcool, de même que la structure granuleuse; cette terminaison de cellules en pointe, notée aussi par Reichel et que j'ai souvent eu occasion de constater, m'a toujours semblé être due à un déplissage incomplet des coupes. Quant à la structure granuleuse, on voit que pour Leydig elle serait une altération *post mortem*. Si on étudie chez un animal frais l'épithélium vivant, insiste Leydig, il apparaît comme une bande claire qui limite la lumière des saccules et, quand il y a un léger trouble, c'est que la mort arrive graduellement. Autre remarque : « Le noyau est tantôt à l'extrémité postérieure, tantôt à l'extrémité antérieure, ce qui peut bien aussi dépendre du processus de formation ou de disparition des cellules. »

Simultanément à Leydig, Emery, étudiant la structure de la glande à venin du *Naja Haje*, remarque dans la zone centrale de la glande : un épithélium cylindrique à cellules petites, à protoplasma homogène et transparent sans granulation, à noyau basal, granuleux : « Der Basis nach liegenden, stark granulösen kern, in welchem ich kein Kernkörperchen wahrnehmen könnte (fig. V) » ; dans ce même travail, Emery cite un de ses précédents mémoires que je n'ai pas pu me procurer. Un peu plus tard, C. Emery publiait encore, sur la glande à venin des Serpents, un travail d'anatomie microscopique très intéressant, dans lequel, étendant les conclusions de Leydig, il démontre que, chez les *Pelamis bicolor*, *Platurus fasciatus*, *Acanthophis australis*, la glande à venin est formée de deux parties : une partie postérieure à épithélium venimeux, et une partie antérieure de constitution morphologique semblable à celle des glandes labiales ; la même chose avait été décrite par lui chez *Naja Haje* (*loc. cit.*) ; il avait montré que le passage de l'épithélium cylindrique de la portion postérieure et centrale de la glande à venin se fait graduellement, jusqu'à l'épithélium pavimenteux du conduit excréteur, en même temps que se différencie autour de ce canal une nouvelle substance glandulaire, dont l'épithélium de revêtement diffère de celui de la partie postérieure de la glande et montre au contraire, une structure tout à fait analogue à celui de la glande labiale.

Particulièrement pour la *Viepra aspis*, Emery figure de la glande à venin une coupe longitudinale verticale, sans aucun détail histologique ; ici l'épithélium est d'une seule sorte. Le travail suivant, de Reichel, constitue un essai de physiologie cellulaire expérimentale sur la question. Cet auteur a étudié, en effet, la glande à venin du *Pelias berus* à l'état de repos et à l'état d'activité provoquée par injection de pilocarpine. Reichel donne de l'épithélium de la glande à venin la descripion suivante : « La paroi est tapissée par un épithélium cylindrique bas, les cellules sont étroites, serrées

et montrent un protoplasma plus ou moins granuleux ; les parois cellulaires sont assez difficiles à reconnaître ; le noyau est tantôt petit, tantôt assez volumineux, et placé près de la basale... » ; puis, discutant l'opinion de Leydig citée plus haut, sur la position du noyau, il ajoute : « Je dois reconnaître que dans différents acini les noyaux sont éloignés de la basale ; néanmoins, ni à l'état de repos, ni à l'état d'activité glandulaire, provoquée par injection sous-cutanée de pilocarpine, je n'ai vu le noyau se rapprocher de l'extrémité libre de la cellule, comme le prétend Leydig... »

Dans une étude sur des cellules dissociées dans une solution de chlorure de sodium à 0,6 p. 100 ou sur des cellules fixées au liquide de Müller, colorées au carmin et montées dans la glycérine, Reichel dit avoir vu le noyau présenter une forme ronde et se colorer par le carmin ; dans quelques cellules, il a remarqué deux noyaux, et un protoplasma granuleux. Enfin il retrouve les corps réfringents, indiqués par Meyer (*loc. cit.*) : « In ihm sieht man meist noch eigenthümliche, stark lichtbrechende körperchen die auch schon Meyer gesehen zu haben scheint... » Niemann, sur la glande à venin du même animal, reconnaît dans l'enveloppe fibreuse qui entoure la glande, des fibres élastiques et des fibres musculaires lisses. Il n'insiste guère sur l'épithélium, place le noyau au milieu de la cellule, et lui aussi reconnaît dans la sécrétion de petites sphérules réfringentes : « Bei frischen Drüsen, findet sich in den schläuchen mit unter das Secret, welches aus homogenen glashellen Kügelchen besteht, vor... » ; mais Niemann fait erreur lorsqu'il dit que les glandes labiales consistent en longs tubes convolutés ; c'est évidemment, comme les auteurs précédents nous l'avaient appris et comme le fait à nouveau remarquer West, à une glande en tubes ramifiés que nous avons affaire. West, au contraire de Niemann, et d'accord en cela avec Reichel, place le noyau de la cellule à la base de celle-ci ; il fait remarquer que cette structure est plus spécialement

accentuée chez les *Protéroglyphes* où les noyaux sont plus ou moins accolés contre la basale. A propos de la glande à venin des *Opisthoglyphes* il dit que : le noyau est bien visible, mais le contour des cellules et les fines granulations du contenu cellulaire sont souvent très indistincts : ceci, dit-il, peut dépendre des conditions d'activité de la glande ; chez les *Protéroglyphes*, à propos de la glande à venin des *Hydrophinæ*, il écrit : « The cell-contents are for the most part aggregated at the base of the cell, at which point the nucleus is situated, the rest of the cell present a finely granular appearance. » Lorsque j'ai décrit, il y a quelques mois, les formations ergastoplasmiques dans différentes glandes des *Zamenis viridiflavus* et *Tropidonotus viperinus*, j'ai fait remarquer à ce sujet que West avait distingué, chez les Opisthoglyphes, un protoplasma condensé autour du noyau.

Je reviendrai dans le cours de cette étude sur un autre travail de West. Le mémoire le plus récent sur la sécrétion du venin est à ma connaissance celui de Lindemann W. Les conclusions de cet auteur sont : « Der Process der Secretion besteht also, der Speichelsecretion analog, in dem auftreten von homogenen Tröpfchen im Protoplasma der Zellen, welches dabei heller wird. Das Protoplasma der gesunden Zellen besteht grössentheils aus diesen Tröpfchen, wie es aus dem Bilde einer atropinisirten Zelle zu schliessen ist, wo diese Tröpfchen fehlen, weshalb die Zellen stark verkleinert erscheinen. Bei der physiologischen Entleerung wird sofort die Peripherie der Zellen dunkler gekörnt, was augenscheinlich von dem Ausscheiden des Secrets abhängig ist. Bei der Pilocarpinvergiftung sieht man dagegen eine Steigerung der Bildung dieser hellen Tropfen, weshalb die Zellen viel höher und heller werden (*loc. cit.*, p. 320-321). A ces conclusions, qui concernent la glande à venin de *Pelias berus*, Lindemann ajoute qu'il n'a pas vu la parotide de la *Tropidonotus natrix* être modifiée dans sa structure, par l'injection sous-cutanée de pilocarpine ou d'atropine, à l'animal en expérience. — Au

contraire de cet auteur, j'ai vu la pilocarpine, la muscarine et l'atropine agir sur la glande parotide des Couleuvres, de la même façon que sur la glande à venin de la Vipère. On trouvera enfin dans les *Leçons sur la cellule* du professeur Henneguy, une figure de la cellule à venin de la glande de la Vipère. Cette figure montre à la base de la cellule un noyau à réseau coloré par la safranine et un corps protoplasmique bourré de vacuoles claires, contenant chacune une granulation colorée fortement par le même réactif. C'est bien la figure que j'ai obtenue sur des pièces fixées au liquide de Lindsay et colorées au magenta-benda. Si je me réfère aux figures de Lindemann, cet auteur ne semble pas avoir vu ces granulations intracytoplasmiques; tout au moins ne les a-t-il pas figurées. En 1895, Phisalix, dans le traité de Raillet, avait aussi figuré un fragment d'épithélium de glande à venin de Vipère aspic; l'auteur a représenté des cellules cylindriques, dont le noyau occupe la base ou différentes parties du corps cellulaire. Ces noyaux ont été fortement teintés en noir, par réduction de l'acide osmique à leur contact (fixation à l'acide osmique picro-carminé); quelques noyaux sont entourés d'une vacuole claire concentrique; le protoplasma contient des granulations bien distinctes du protoplasma ambiant.

En résumé, il résulte de cet exposé historique que : 1° anatomiquement et physiologiquement, la glande parotide de la Vipère aspic et celle de la Couleuvre sont homologables. Ces considérations me permettaient donc d'entreprendre deux études parallèles et comparables de ces organes; 2° la glande à venin de la Vipère est constituée par un épithélium cylindrique, à cellules hautes, à noyau basal pendant l'état de repos. Le corps cellulaire renferme des granulations réfringentes safranophiles et carminophiles. Ces granulations disparaissent de la cellule pendant l'excrétion. Mais, sur l'origine de ces granulations, leur rôle, leurs rapports avec les différentes parties constituantes de la cellule, leur disparition, aucun des auteurs précédents ne s'est prononcé caté-

goriquement; c'est à l'étude de ces points divers que j'ai consacré les recherches suivantes.

OBSERVATIONS PERSONNELLES

§ 2. — Technique.

Les animaux Vertébrés, sur lesquels j'ai eu à prélever des organes ont été sacrifiés, immédiatement avant la prise du matériel, par section du bulbe.

Aussitôt prélevés, les organes : glandes à venin, muqueuses gastriques, tubes d'hépato-pancréas, étaient plongés dans différents liquides fixateurs : liquide formo-acéto-picrique de Bouin, liquide de Lindsay, liquide de Zenker, sublimé acétique à 5 p. 100 d'acide acétique, liquide de Tellyeniczky; en ces derniers temps, je me suis également servi du liquide J de Laguesse.

Les inclusions ont été faites à la paraffine, et les coupes pratiquées à la division 1/250 du microtome rocking. La fixation sur lames était obtenue au moyen de l'albumine de Mayer. Pour l'étude de l'hépato-pancréas, les pièces étaient coupées à la division 1/300 du microtome et les coupes simplement collées à l'eau.

Les colorations combinées les plus diverses ont été employées. J'ai eu surtout à me louer de la triple coloration safranine-hématéine-lichtgrün, de la double coloration bleu polychrome de Unna-éosine, enfin de l'emploi du triacide d'Ehrlich, avec les pièces fixées au sublimé.

En combinant l'usage de fixateurs variés et de nombreuses méthodes de coloration, je me suis conformé à la règle des méthodes convergentes du professeur Renaut.

§ 3. — Élaboration du venin chez la Vipère aspis L.

1° *Cellule à venin élaboré* (Pl. I, fig. 4). — Après fixation au liquide de Lindsay, coloration au magenta ou à la safranine suivie du mélange de Benda ou du lichtgrün.

Noyau. — Il ne se trouve jamais en contact immédiat avec la basale, mais éloigné d'une distance faible, variable (1 à 2 μ) ; il est peu volumineux (5 à 6 μ), son diamètre longitudinal est environ le sixième de celui du corps cellulaire ; le diamètre ransversal presque égal à celui de la cellule ; les parois cellulaires peuvent être tangentes au noyau suivant l'équateur ; la membrane est mince, mais à contour bien net, se colorant en rose vif par le magenta phéniqué ; très souvent, dans cette cellule, il semble que la membrane possède un double contour : un contour externe continu et un contour interne, formé de petits grains régulièrement disposés sur une circonférence concentrique au premier cercle ; ces granulations sont chromophiles, peu espacées les unes des autres, souvent reliées entre elles par un filament achromatique mais réfringent, le plus grand nombre étant libres entre elles. Ces deux contours sont séparés par un espace presque virtuel de substance hyaline, réfringente ; en général, sur les coupes, la membrane apparaît unique, continue, et on ne peut lui reconnaître de structure granuleuse, de surface amincie ni aucune solution de continuité. L'apparence que j'ai décrite ci-dessus est due sans doute à ce que, dans ce cas particulier, le réseau de linine, difficile à reconnaître dans les noyaux en activité, est au contraire souvent facile à démontrer dans les noyaux en repos fonctionnel ; il est probable que la circonférence à structure granuleuse, concentrique à la membrane, représente la coupe optique du réseau, les granulations en étant les points nodaux. Souvent encore, comme en d'autres cas, on trouve des grains de chromatine accolés à la membrane.

Le *nucléole* est unique, généralement central, quelquefois périphérique, il se présente sous une forme ovoïde, bien limitée ; ailleurs il prend l'aspect d'une masse polygonale dont les limites s'estompent dans le caryoplasma ; il est réuni au réseau par de fins tractus chromatiques ; dans les noyaux en repos, on trouve souvent le nucléole entouré d'une zone plus claire. Dans les cellules dépourvues de toute inclusion

cytoplasmique, fuchsinophile ou cyanophile (*), — où le venin élaboré se présente soit sous forme de grains apicaux oxyphiles, soit comme une masse à peu près homogène, à rares granulations et vacuoles, — le nucléole, sur des coupes colorées au magenta phéniqué suivi du mélange de Benda, présente l'apparence suivante : c'est une petite masse ronde (1 μ à 1μ,5), colorée en rose clair, sur laquelle et autour de laquelle sont appliqués des grains de chromatine de couleur rouge sombre (fig. 1) ; par une faible variation de la vis micrométrique, les granulations périphériques disparaissent, et en pleine masse nucléolaire on voit quelques granulations rouge sombre, semblables aux précédentes ; il y a donc lieu de reconnaître que le nucléole est constitué par deux substances réagissant de façon différente aux réactifs colorants ; une substance fondamentale hyaline, à tendance acidophile et une substance à affinités énergiques pour les colorants basiques. Quelquefois, les granulations plus colorées ne sont pas uniformément réparties sur la masse nucléolaire, mais en occupent l'un ou l'autre pôle, parfois les deux ; le nucléole est alors une masse ovoïde à pôles fortement colorés et dont la partie médiane est rosée. Le caryoplasma est clair, très finement granuleux ; il présente assez fréquemment des vacuoles incolores emprisonnant un grain de chromatine ; en son milieu sont de nombreuses granulations chromatiques, en général petites, toutes de volume à peu près égal et contiguës plus ou moins au réseau de linine.

Cytoplasma. — Il est granuleux, à grains très fins, homogène et acidophile ; quelquefois, on trouvera dans sa masse des filaments ou des vacuoles petites, acidophiles, à point central peut-être un peu plus chromatique (fig. 4) ; on pourra encore rencontrer des grains safranophiles périnucléaires (fig. 1) et de nombreux grains apicaux oxyphiles.

2° *Cellules à granulations fuchsinophiles. Vénogène* (Pl. I, fig. 2, 3). — Le noyau ne diffère pas sensiblement de la

(*) Avec le bleu polychrome, elles se coloraient en bleu foncé, quelquefois en bleu violet.

précédente description et seul le *cytoplasma* présente des inclusions particulières : ce cytoplasma est clair, granuleux, plus dense que dans les cellules déjà décrites ; on ne rencontre plus de formations filamenteuses. Outre ces dispositions, les cellules à ce stade sont caractérisées par la présence de granulations spéciales, que l'on fait apparaître au moyen de la fuchsine, la safranine, le bleu de Unna, le magenta et le carmin ammoniacal. C'est à ces granulations, que j'ai donné le nom de *grains de vénogène*.

Sur des coupes colorées à la safranine, ces granulations de volume et de nombre variables dans chaque cellule, sont essentiellement définies par leur forme ronde ($0^{\mu},5$), quelquefois cunéiforme. Elles sont très réfringentes et réparties sans ordre apparent dans le cytoplasma ; elles peuvent être très nombreuses, criblant le corps cellulaire d'un piqueté rouge vif; dans ce cas, elles sont petites, ou sont au contraire réduites en nombre, mais de volume supérieur aux précédentes ($1\ \mu$ à $1^{\mu},5$); elles ne sont ordinairement pas libres, mais paraissent contenues dans une vacuole de substance achromatique, hyaline ; elles peuvent être isolées ou réunies en petits groupes serrés : il est probable que dans les cellules à grosses inclusions, celles-ci proviennent de la fusion d'un plus grand nombre de petites, comme semblent l'indiquer les aspects suivants : il est fréquent de rencontrer plusieurs inclusions tangentes par leurs vacuoles ; ailleurs on observe une inclusion ellipsoïdale ayant à chacun de ses pôles une granulation. D'autre part, autour d'une grosse granulation centrale, peuvent se grouper cinq, six, huit granulations plus petites ; ce sont là, semble-t-il, des moments dans le travail physique d'attraction moléculaire donnant lieu aux grosses granulations ; moins fréquemment, les vacuoles peuvent se fusionner et les granulations sont rejetées au dehors, à la périphérie de la vacuole. Ces granulations occupent surtout le milieu de la cellule ; le tiers postérieur, occupé par le noyau et une portion du cytoplasme, est à ce stade presque dépourvu de

granulations périnucléaires; le pôle apical est formé d'une substance granuleuse, oxyphile. Il est facile de suivre la marche régressive des *grains de vénogène* dans une glande qui sécrète normalement.

Lorsqu'on détermine chez une Vipère, par une excitation quelconque, un flux extérieur du venin remplissant les canaux excréteurs, on voit que le cytoplasma est devenu uniformément granuleux et ne contient plus que de très rares granulations fuschsinophiles ; celles-ci sont le plus souvent périnucléaires, et, la plupart du temps, on en trouvera une seule assez grosse, située au pôle antérieur du noyau. Le corps cellulaire est de plus notablement augmenté de volume.

Des granulations de venin, oxyphiles, ont fait place aux grains de vénogène cyanophiles et fuchsinophiles; après plusieurs décharges de venin, le cytoplasma devient de plus en plus clair. Souvent, on trouve à l'extrémité apicale de la cellule une limite très nette, formée de cytoplasma condensé, fixant bien les colorants plasmatiques; au-dessous de cette ligne, une zone granuleuse oxyphile est séparée du noyau par un espace large, très clair. Une particularité, dans ces cellules qui excrètent ainsi rapidement, c'est l'organisation du cytoplasma en filaments, serrés les uns contre les autres, ne formant pas positivement de vrais faisceaux, mais plutôt des lignes vaguement parallèles, que les forts grossissements (ocul. 8 comp., obj. immers. f. $1^{mm},6$) définissent comme granuleuses; dans un tel cytoplasma, qu'il soit régulièrement granuleux ou filamenteux, on ne découvre plus (fig. 4) une seule granulation fuchsinophile ; le résidu de celles-ci est représenté seulement quelquefois par des vacuoles toutes petites, renfermant un suc hyalin, incolore, et une petite granulation centrale, fuchsinophile.

On voit donc que, dans la cellule à venin, il faut reconnaître deux sortes de granulations: les unes, fuchsinophiles et cyanophiles, possèdent toutes les réactions de la chromatine nucléaire, sauf la coloration par le vert de méthyle

(après fixation au sublimé et coloration au triacide d'Ehrlich, elles se colorent par la fuchsine); les autres, de même volume que les précédentes (1 μ, à 1μ,5, sont oxyphiles (se colorent par le lichtgrün, l'orange G, l'éosine, se colorent en vert — après fixation au sublimé — dans la coloration au bleu polychrome de Unna employé seul; elles se colorent par l'orange avec le triacide). Ces deux sortes de granulations peuvent coexister; les granulations oxyphiles étant dans ce cas toujours apicales, les granulations fuchsinophiles réparties diversement dans le 1/3 ou les 2/3 postérieurs de la cellule. Lorsque la cellule excrète, ces granulations disparaissent, en même temps que les granulations oxyphiles deviennent beaucoup plus nombreuses. Entre l'apparition des grains oxyphiles et la fonte des grains fuchsinophiles, il y a donc un rapport de cause à effet. Les grains fuchsinophiles sont les grains de vénogène ; les grains oxyphiles sont les grains de venin élaboré.

Les granulations intracytoplasmiques constituent-elles un précipité artificiel? — Différents travaux, ceux de Fischer surtout, ont appelé l'attention sur les artifices dus aux fixateurs. Répondant à la question posée, je puis dire, après dissociation de glandes fraîches dans le sérum iodé, que l'on remarque des granules réfringents (1 μ, 0μ,5), non animés de mouvements browniens, brunissant par l'acide osmique qui les fixe dans leur forme.

Ces granulations existent donc dans le cytoplasma comme élément réel. Je ne puis répondre d'une façon absolue sur la forme dans laquelle les grains de venin sont expulsés. Dans une glande qui a sécrété abondamment, on trouve dans les lumières tubulaires une masse fluide, très finement granuleuse, le plus souvent homogène, ayant l'apparence d'albumine coagulée et se colorant par le lichtgrün en vert brillant.

On peut quelquefois, dans cette masse, rencontrer des noyaux, mais on ne peut y mettre en évidence des sphérules analogues aux grains de venin. Les grains intra-

cytoplasmiques subissent donc une fonte. Cette fonte a-t-elle lieu dans la cellule, au moment de l'excrétion exocellulaire, c'est ce que la figure 4 me paraît indiquer ; d'autre part il est possible aussi que la fonte ait lieu en partie dans la lumière glandulaire. Une seule chose est certaine, c'est que le venin n'est pas excrété de la glande à l'état de granulations.

Origine des grains de vénogène. — Dans une cellule qui sécrète normalement, je viens de montrer comment les inclusions fuchsinophiles et cyanophiles disparaissent, pendant que, simultanément, la cellule s'enrichit en produits dont les affinités chromatiques sont différentes de celles des granulations primitives.

Je n'ai pas vu, en suivant très attentivement la disparition des grains de vénogène, d'autres éléments à réactions chromatiques semblables aux leurs, résulter de la division de ces sphérules, ni des réactions dont le protoplasma est à ce moment le siège (*). Examinant des glandes fixées deux ou trois heures après une excrétion exoglandulaire active, j'ai pu voir des cellules à corps cellulaire réduit (18 μ), ou au contraire turgescent (de 37 à 38 μ), dont le contenu faiblement teinté en bleu par le mélange de Benda, en vert par le lichtgrün et en jaune par le van gieson, était finement granuleux, mais ne renfermait pas de grains de vénogène fuchsinophiles.

Certaines cellules ont un volume normal et peuvent être binucléées ; les cinèses sont très rares ; il est difficile de saisir l'apparition des grains de vénogène. Si l'on sacrifie un animal dix-huit ou vingt-quatre heures après une excrétion exoglandulaire active, on se trouve en présence de cellules régénérées et contenant déjà des granulations. Ce n'est donc qu'en se basant sur le territoire où elles semblent apparaître d'abord, sur leurs réactions de chromaticité et les contingences accompagnant ces deux ordres de faits, que l'on peut trouver quelques points de repère, autorisant

(*) Je rappelle ici les travaux d'Altmann et l'adage qui les résume : « *omne granulum e granulo* ».

à indiquer leur origine probable. D'une part, ces granulations sont primitivement périnucléaires ; d'autre part, elles absorbent les colorants nucléaires. De ces deux faits, il résulte que l'étude du noyau doit sans doute apporter quelque éclaircissement dans la genèse de ces corps chromophiles. *Comment donc se comporte le noyau pendant la sécrétion?* Dans les mêmes préparations qui m'ont renseigné sur les propriétés physiques des granules, le noyau offre les caractères suivants.

a. *Structure nucléaire dans une cellule après 1, 2, 3 décharges de venin.* — Dans des cellules hautes, peu ou pas turgescentes, sans enclaves ou à enclaves disséminées, les noyaux sont constamment soulevés au-dessus de la basale ; cet exhaussement peut être de 4 à 7 μ et plus, (en un cas : 15 μ) ; ils sont augmentés de volume et leur *teneur en chromatine* est diminuée : sur des coupes de cellules à grains de venin, au repos, le noyau, après coloration par le triacide d'Ehrlich, montre un nucléole fuchsinophile, contre lequel sont deux ou trois grosses granulations que colore le vert de méthyle. Dans le caryoplasma, les grains de chromatine colorés par le vert de méthyle sont en très grand nombre. Dans les cellules répondant au stade *a*, les grosses granulations de chromatine juxtanucléolaires sont disparues, de même aussi le cercle périphérique des granulations ; un grand nombre de grains intranucléaires sont appliqués contre la membrane, ils ont pris une forme ovoïde, le réseau chromatique est dissocié, le nombre des granulations intracaryoplasmiques à réactions nucléolaires est au contraire augmenté (préparations montées dans la glycérine acétique). Si on observe des préparations colorées par la safranine, on remarque que certaines grosses mottes intranucléaires seront formées, présentant pour ce pigment une forte affinité ; elles sont souvent contiguës intérieurement à la membrane nucléaire.

En même temps, le *nucléole* a varié d'aspect : les grains périphériques s'éloignent, sa structure devient uniforme, il

semble diminuer de volume, mais ne disparaît pas totalement. Si l'on considère le protoplasma périnucléaire, il y a lieu d'y reconnaître deux états : l'un est caractérisé par la présence de granulations anténucléaires, au nombre de trois ou quatre, comprises dans une enclave polygonale : elles fixent intensivement les colorants nucléaires, elles peuvent être amphophiles (fig. 9) ; l'autre état est caractérisé par la présence de formations semblables situées au *pôle postérieur* (fig. 10) (*). Ces enclaves sont souvent plongées dans une zone de substance claire basophile, hyaline, très réfringente.

b. *Structure nucléaire dans une cellule après* n *décharges de venin* (fig. 11). — Avec les mêmes aspects que précédemment, on rencontre des états de raréfaction chromatinienne plus accentuée. Les noyaux peuvent être diminués de volume (4 à 5 μ). Le *nucléole*, qui ne disparaît jamais en totalité, est fort réduit (0,μ5). Il peut être entouré d'une sorte de zone à chromaticité plus accentuée ; comme précédemment, le caryoplasma est plus ou moins vacuolisé. A côté de ces cellules, on en rencontre d'autres qui sont basses, à cytoplasma granuleux, condensé ou vacuolaire, les vacuoles contenant ou non des grains safranophiles ; leur noyau contigu à la basale est à nucléole bien défini. On peut penser que ce sont là des éléments cellulaires ayant échappé à l'acte excréteur ; je ne le crois pas et peut-être s'agit-il de cellules de nouvelle formation ; la situation basale de leur noyau qui est petit, la non-présence générale de grains safranophiles intracytoplasmiques, la richesse chromatinienne de leur noyau, plaident en faveur de cette interprétation.

Deux faits dominent ce processus de travail nucléaire : 1° disparition de la chromatine, et 2° apparition simultanée dans la zone cytoplasmique périnucléaire, d'éléments granuleux, à réactions colorées identiques à celles de la chromatine

(*) J'entends par *pôle antérieur* du noyau, le pôle de cet élément qui se trouve le plus rapproché de la lumière tubulaire, le *pôle postérieur* désignera donc le pôle en contact avec la basale, ou plus ou moins éloigné d'elle.

nucléaire, sauf pourtant leur indifférence absolue pour le vert de méthyle.

Sont-ce là deux points suffisants pour prétendre que les grains cytoplasmiques périnucléaires sont formés de chromatine différenciée, ou d'une substance élaborée dans le noyau, se rapprochant de la chromatine, et expulsée dans le cytoplasma, sous forme d'éléments figurés ou sous forme soluble ? Assurément non. Ce ne sont là que des probabilités. D'autres faits, que je vais rappeler, permettent d'être plus affirmatif.

Dans le caryoplasma on note, stades *a* et *b* : 1° des vacuoles à contenu hyalin, coloré en rose par la safranine, contenant parfois un grain safranophile (Pl I, fig. 11); 2° que la chromatine perd sa spécificité pour le vert de méthyle et l'hématoxyline, en même temps qu'apparaissent dans le noyau des granulations à réaction fuchsinophile ou safranophile ; 3° que ces granulations se montrent, dans le noyau en activité, contiguës avec la membrane nucléaire. Si l'on rapproche ces particularités de l'apparition simultanée, dans le cytoplasma périnucléaire, d'éléments identiques comme apparence physique aux grains intranucléaires, on ne peut guère refuser aux granulations fuchsinophiles (grains de vénogène) une origine nucléaire. Et j'arrive donc à conclure : dans le noyau en travail, les gouttelettes de caryoplasma peuvent exsuder à travers la membrane nucléaire (celle-ci perd habituellement ses affinités pour les colorants basiques, pendant la phase d'élaboration nucléaire) en entraînant des granulations élaborées au sein du noyau ; la substance de celles-ci est voisine, chromatiquement, de la chromatine d'une part (affinités pour la safranine, le bleu de Unna) et de la pyrénine d'autre part (affinités pour la fuchsine, dans la coloration au triacide).

Mécanisme de l'exode des grains de vénogène dans le cytoplasma. — Dans les cellules, à quelque stade que ce soit, on ne peut mettre en évidence une solution de continuité dans la membrane nucléaire. J'ai dit précédemment que

les plus forts grossissements ne pouvaient démontrer la présence de pertuis sur la circonférence de la membrane nucléaire. Pourtant il y a exode de grains. Comment s'accomplit cet exode ? La question est controversée, et j'ai souligné dans l'Introduction bibliographique les principales explications proposées (*). Je ne veux pas entreprendre de donner ici une nouvelle hypothèse qui, comme les précédentes, ne peut reposer que sur des données incomplètes. Je puis simplement faire remarquer que, dans une cellule en repos, tous les éléments du noyau sont en équilibre, entre eux et avec les éléments cytoplasmiques extérieurs. Dans une cellule qui élabore, les préparations cytologiques démontrent quatre ordres de phénomènes : 1° la turgescence du noyau (il passe de 5 μ à 8 μ) ; 2° son antéropulsion (l'intervalle entre la basale et le noyau peut passer de 2 μ à 4, 7 et 15 μ) ; 3° un mouvement centrifuge des granulations intranucléaires, dont les unes viennent s'appliquer contre la membrane, alors que d'autres paraissent incluses dans la substance de celle-ci, ce mouvement étant accompagné de la rupture du réseau de linine ; 4° enfin, les changements de chromaticité de la membrane nucléaire qui de fuchsinophile devient oxyphile, ou amphophile.

Ces changements nous prouvent qu'il y a eu rupture de l'équilibre primitif. Les phénomènes d'osmose, de dissolution chromatinienne, l'afflux des principes nutritifs, l'élévation de température accompagnant les phénomènes glandulaires, sont des facteurs suffisants pour expliquer la rupture de l'équilibre initial.

Il semble que l'on puisse admettre, le noyau se dilatant, que le caryoplasma se dilate proportionnellement plus que la zone périphérique condensée, dite membrane nucléaire, le séparant du cytoplasma. Il y a, à l'intérieur du noyau, une

(*) Voy. *in* Bibliogr. : Opinions de Ogata, p. 7 ; de Steinhaus, p. 8 ; de Platner, p. 11 ; de Nicolaïdes et Melissinos, p. 11 ; de Laguesse. p. 15 ; de Ver Eecke, p. 16 ; de Vigier, p. 19 ; de Dumez, p. 25 ; de Henneguy, p. 63**, sur le mécanisme de l'exode des caryosomes, plasmosomes, pyrénosomes, motte chromatique nucléaire, etc.

pression s'excerçant à la fois sur tous les points de la membrane et également sur chacun d'eux. Cette pression s'exerce donc aussi sur les granulations qui sont déformées par leur contact intime avec la membrane. Mais, à ce phénomène de « turgor nucléaire », causé principalement par les échanges entre noyau et cytoplasma, s'oppose le « turgor cellulaire ». Turgor nucléaire et « turgor cellulaire » (Verworn) varient à chaque instant et s'équilibrent. On ne peut donc pas penser qu'une pression intranucléaire appliquée contre la granulation l'incite à sortir du noyau.

L'exode du grain de vénogène, à travers la membrane nucléaire, ne peut alors se concevoir qu'à la faveur d'un entraînement par les courants de diffusion. La membrane, en effet, de par les variations de chromaticité qu'elle présente, manifeste pendant l'activité nucléaire des variations de structure. De par le turgor nucléaire, elle diminue d'épaisseur, en admettant que cette épaisseur soit réelle. Il n'est pas téméraire d'affirmer, dans ces conditions, qu'une granulation de substance colloïdale puisse traverser la membrane, sans qu'aucune trace du passage ne subsiste Quelquefois seulement, lorsque la granulation erratique offre un certain volume (pyrénosome), une légère encoche superficielle, disparaissant très rapidement est le seul indice momentané de la diminution brusque du turgor nucléaire en ce point. *A fortiori* cette explication semblera-t-elle suffisante si, comme un grand nombre d'histologistes tendent à l'admettre, la membrane nucléaire n'a qu'une épaisseur virtuelle (*). Elle ne serait qu'une portion du caryoplasma un peu plus condensée peut-être, mais élastique et comparable à la « Hautschicht » des amibes, ainsi que Dumez l'énonce dans sa seconde hypothèse. Plastique, sans épaisseur, elle ne peut présenter aucun obstacle aux granulations nucléaires entraînées par les courants de diffusion (**).

(*) Pfitzner et Retzius (1881) ; Brass (1884) ; Van Beneden (1883).
(**) Henneguy dit : « La membrane du noyau est-elle continue ? Si comme

Relation entre le grain de vénogène et le grain de venin. — En faisant toutes réserves sur la valeur des termes acidophile et basophile, l'analyse chromatique montre que le cytoplasma de la cellule à venin est acidophile. Le grain de vénogène est basophile ; le grain de venin, acidophile ; le venin excrété dans la lumière des tubes, acidophile. A la suite de ces faits, on pourrait être tenté de croire que le grain de vénogène, après exode dans le cytoplasma, s'imbibe de ce dernier, et fournit le grain de venin acidophile par sa neutralisation graduelle. Cette neutralisation du vénogène se poursuivrait jusqu'à ce que la capacité de saturation du cytoplasma fût atteinte. Alors seulement apparaîtrait dans le corps cellulaire, sous la forme concrète des granulations, l'excès de vénogène cyanophile. Dans une telle conception, chaque grain de venin serait donc précédé d'un grain de vénogène. Le cycle évolutif du grain de venin serait continu, mais, suivant l'état de saturation du cytoplasma, il s'effectuerait sans interruption ou au contraire avec un léger temps d'arrêt dans le cytoplasma, à l'état de grain de vénogène périnucléaire, cyanophile, fuchsinophile.

La présence de granulations cytoplasmiques à centre cyanophile ou fuchsinophile, et à périphérie oxyphile, intermédiaires entre le grain de vénogène et le grain de venin, semble plaider en faveur de cette explication.

Une autre interprétation consiste à penser que le grain de vénogène représente simplement, sous une forme figurée transitoire, l'élément phosphoré nécessaire à l'élaboration cytoplasmique du venin. Dans le cytoplasma, les grains de vénogène seraient immédiatement neutralisés et disparaîtraient, jusqu'à ce que, comme dans la première hypothèse, la capacité de saturation du cytoplasma fût atteinte. Alors seulement, aurait lieu l'élaboration uniquement cytoplas-

je le crois, elle possède cette propriété, elle jouit aussi d'une certaine perméabilité... Elle peut même, à la façon d'une lame de caoutchouc, s'ouvrir momentanément pour laisser passer des granulations chromatiques, que l'on retrouve souvent dans le cytoplasma », in *Leçons sur la cellule*, p. 106, 1896.

mique du grain de venin acidophile, sans relation de continuité comme on le voit, avec le grain de vénogène. Malgré le fait que je signalais tout à l'heure, des grains à zones concentriques de différentes chromaticités, ce que l'on sait actuellement sur le métabolisme cellulaire laisse peu de prise à la première interprétation. La seconde paraît plus plausible : le grain de vénogène, d'origine nucléaire, n'apparaît que comme un matériel d'importance énergétique, considérable sans doute, mais sans relation directe de continuité évolutive avec le grain de venin. Ce dernier est le produit direct du travail cytoplasmique.

ACTION DE QUELQUES AGENTS CHIMIQUES SUR LA SÉCRÉTION

1° *Action de la pilocarpine* (Pl. I, fig. 6).

a. *Injection de 0gr,02 de nitrate de pilocarpine. Sacrifice de l'animal un quart d'heure après. Fixation au liquide de Lindsay. Coloration à la safranine, mélange de Benda.*

Les cellules sont turgescentes, légèrement augmentées de hauteur ; le *cytoplasma* est granuleux et montre une assez forte affinité pour la safranine. Il contient peu ou pas de grains de vénogène. Le noyau a subi un mouvement marqué d'antéropulsion. Lindemann (*loc. cit.*, p. 320) dit : « Les cellules sont plus grandes, le protoplasma beaucoup plus clair, les noyaux sont aussi augmentés de volume et devenus plus clairs. » Je confirme donc cette description. Quelques cellules contiennent deux noyaux. Je n'ai pas remarqué de cinèses. Les enclaves sont surtout situées dans la zone périphérique post-nucléaire et sont colorées fortement en brun par 0gr, 04 du réactif. Dans le noyau, le caryoplasma est nettement vacuolaire ; la chromatine se raréfie ; autour du nucléole qui ne contient plus, ou rarement, de granulations nucléolaires, qui offre une apparence hyaline, réfringente, et se colore en rose par la safranine, on voit, très souvent, une vacuole plus réfringente, légèrement chromatique. Autour de cette vacuole, des granulations peuvent être disposées sur un cercle concen-

trique. Le réseau de linine est visible bien que fragmenté.

b. *Injection de 0gr,02 de nitrate de pilocarpine. Sacrifice une demi-heure après l'injection, par section du cou, et fixation immédiate au liquide de Lindsay.*

On ne rencontre plus de grains de vénogène. La cellule est légèrement diminuée de volume. Le *cytoplasma* est clair, granuleux, la limite cellulaire est encore nette, marquée souvent du côté de la lumière par une zone ectoplasmique plus condensée. Le noyau est turgescent, la membrane prend le magenta et la safranine ; la chromatine est encore en grains nombreux, périphériques; le nucléole et le caryoplasma n'ont pas varié ; le caryoplasma absorbe parfois uniformément les colorants nucléaires (safranine). Il y a eu dissolution chromatique (Voy. *a*).

b'. *Injection de 0gr,02 de nitrate de pilocarpine. Sacrifice par section du cou une demi-heure après l'injection. Fixation au sublimé acétique. Coloration à l'hématéine-fuchsine acide-lichtgrün.*

L'examen du *noyau* montre un turgor nucléaire appréciable (noyau de 7 μ). La membrane se colore en bleu pâle. Dans le noyau, on rencontrera un nucléole parfaitement net, fuchsinophile, limité par une périphérie faiblement hématéinophile. Sur cette périphérie, aucune granulation. Dans le caryoplasma coloré en violet, le réseau est fragmenté. Les granulations hématéinophiles, petites, sont encore nombreuses. Contre la membrane, intimement unies à elle, semblant incorporées à la circonférence nucléaire, on compte une douzaine de grosses masses chromatiques, elliptiques ; ces masses chromatiques périphériques absorbent à la fois l'hématéine et la fuchsine, les deux pigments sont superposés.

Sur les mêmes pièces, dans la coloration au triacide d'Ehrlich, les granulations périnucléolaires (dans le noyau au nombre de 4 à 5) colorées par le vert de méthyle en bleu foncé, sont totalement disparues. Dans quelques rares noyaux on en trouve encore 1 ou 2.

c. *Injection intracœlomique de 0gr,04 de nitrate de pilocarpine. Sacrifice une demi-heure après l'injection. Fixation au liquide de Lindsay* (Pl. I, fig. 7).

Les cellules n'ont plus l'aspect turgescent des précédentes ; leur limite n'est pas nette ; elle est irrégulière ; le cytoplasma est clair, granuleux, sans enclaves. On note quelques vacuoles à contenu achromatique. Le noyau n'a pas diminué de volume ; il n'y existe plus de chromatine qu'à l'état de microsomes très fins ; le nucléole, petit, persiste, sans granulations nucléolaires juxtaposées ; il est comme précédemment entouré d'une vacuole claire ou rosée ; le réseau de linine a disparu ; le caryoplasma granuleux absorbe les colorants acides. A ce stade, je note contre la basale des vacuoles ovoïdes à contenu achromatique. Le contenu de la lumière est acidophile et en continuité avec la masse à structure alvéolaire de la périphérie des cellules.

c'. *Injection intracœlomique de 0gr,04 de nitrate de pilocarpine. Sacrifice une demi-heure après l'injection. Fixation au sublimé acétique.*

Après coloration à l'hématéine-fuchsine-lichtgrün, le *noyau* présente un nucléole fuchsinophile à périphérie basophile peu accentuée. Contre la membrane qui absorbe le lichtgrün, les granulations elliptiques de l'observation précédente (*b'*) sont en voie de disparition. Elles se signalent par une fuchsinophilie tout à fait franche ; dans le caryoplasma, les microsomes, qui sont nombreux, absorbent l'hématéine. A l'extérieur du noyau, on rencontre — mais ce fait est l'exception — deux ou trois grains périnucléaires fuchsinophiles. Le contenu cellulaire se colore par le lichtgrün.

Les colorations à l'hématéine suivie du mélange de Van Gieson indiquent les mêmes variations de chromaticité. La chromatine hématéinophile devient fuchsinophile. Après le triacide d'Ehrlich, les granulations bleues intranucléaires et périnucléolaires sont en nombre tout à fait restreint, la fuchsine du réactif est absorbée par les masses chroma-

tiques périphériques, et aussi par un grand nombre des petits microsomes intracaryoplasmiques.

L'analyse chromatique indique donc ici trois variétés de chromatine ; les granulations périphériques fuchsinophiles, les petits grains à la fois hématéinophiles et fuchsinophiles, les mottes chromatiniennes en petit nombre absorbant le vert de méthyle, chlorophiles.

d. *Injection intrapéritonéale de 0gr,08 de nitrate de pilocarpine. Sacrifice deux heures et demie après l'injection. Fixation au liquide de Lindsay* (Pl. I, fig. 8).

Les cellules sont hautes, sans limite apicale. On se trouve en présence de lésions et non plus de variations structurales dues à la sécrétion. La zone apicale est occupée par une ou deux grosses gouttelettes de sécrétion éclatant dans la lumière. Le contenu de ces gouttelettes est granuleux, peu coloré, non réfringent. Le *cytoplasma* est lui-même rempli de ces vacuoles. Le *noyau* offre une membrane régulière ; le caryoplasma est granuleux ; autour du nucléole, la zone hyaline persiste, les vacuoles basales se voient encore ici. Dans la lumière sont des masses irrégulières granuleuses et quelques noyaux ; dans certaines cellules, on remarque aussi des noyaux en caryolyse intense et en pyknose.

2° *Action de la muscarine.*

Injection intrapéritonéale de 0gr,04 de muscarine (de Merk). Sacrifice une demi-heure après l'injection. Fixation au liquide de Lindsay (Pl. I, fig. 5).

L'aspect, tout à fait caractéristique, consiste en cellules très développées suivant le diamètre vertical, peu turgescentes. Elles sont remplies par un *cytoplasma* très fin, granuleux, à peine teinté en bleu clair par le mélange de Benda et dans lequel un examen minutieux permet de constater de très fines granulations de vénogène. Dans le *noyau*, à peine soulevé au-dessus de la basale, la chromatine (granulations nodales et réseau) est à peu près disparue. Autour du noyau, on remarque une zone se colorant légèrement par les colorants nucléaires. Le nucléole persiste sous l'aspect d'un

petit corps rond, rouge-safran, réfringent, à périphérie basophile. Le caryoplasma est granuleux, blanc rosé, sans vacuoles. La membrane n'absorbe pas les colorants nucléaires ; le pôle postérieur du noyau est quelquefois entouré d'une substance granuleuse, teintée par la safranine.

3° *Action de l'atropine.* — Chez les Ophidiens, l'emploi de cet alcaloïde est très délicat. Il est très difficile de déterminer à quel moment la substance injectée exerce son action, la pupille réagit mal ; souvent enfin, après des doses même minimes d'atropine, on peut remarquer une sécrétion salivaire abondante.

a. *Injection de 0gr,03 de sulfate d'atropine dans la cavité péritonéale. Sacrifice après une demi-heure. Fixation au liquide de Bouin. Coloration à l'hématoxyline-éosine.*

Les cellules sont diminuées de moitié, presque du tiers de leur volume normal ; le corps cellulaire peut être réduit à une légère couche de cytoplasma, entourant le *noyau* qui n'a pas varié d'aspect avec les noyaux quiescents. Dans les cellules dont le corps cellulaire a conservé certaines dimensions, le cytoplasma est concentré, granuleux, teinté en rose violet par l'hématoxyline-éosine. Quelquefois, mais assez rarement, un gros grain de vénogène occupe l'extrémité antérieure du corps cellulaire, ou est juxtaposé à la membrane nucléaire (Pl. I, fig. 17). Autour du noyau, pas de halo réfringent ; dans le noyau, aucune différenciation.

b. *Injection de 0gr,04 de sulfate d'atropine dans le péritoine. Sacrifice après une demi-heure. Fixation au liquide de Bouin. Coloration à l'hématoxyline-orange G.*

Mêmes notes que dans l'observation précédente.

c. *Injection intrapéritonéale de 0gr,10 de sulfate d'atropine. Sacrifice une demi-heure après l'injection. L'animal a salivé abondamment et a excrété du venin. Fixation au liquide de Bouin. Coloration à l'hématoxyline-éosine.*

Quoique diminuées de hauteur, en comparaison avec celle de l'épithélium normal, ici les cellules sont plus hautes qu'en *a* et *b*. Dans la lumière des tubes, il y a une masse granuleuse

colorée par l'éosine et l'hématoxyline en brun rougeâtre ; beaucoup de lumières sont vides. Le *cytoplasma* est peu condensé, granuleux, brun rosé, criblé de très petites granulations hématéinophiles non contenues dans une vacuole. Au pôle antérieur du noyau sont de grosses granulations. Dans le *noyau*, le nucléole est volumineux, bien net, coloré uniformément par l'hématoxyline ; le caryoplasma est clair ; la chromatine peu apparente se trouve parfois condensée au pôle antérieur du noyau et simule de l'ergastoplasma en calotte. Dans quelques cellules, j'ai vu des noyaux en amitoses. Le noyau est tangent à la basale.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

A. Élaboration normale. — Dans les cellules de la glande parotide de la *Vipera aspis* L., l'élaboration du venin est soumise aux phases suivantes :

1° *Une phase nucléaire*, pendant laquelle la chromatine varie d'affinités chromatiques et peut se dissoudre en partie dans le caryoplasma. Celui-ci se vacuolise. Le nucléole paraît participer à cette phase d'élaboration, il ne disparaît pourtant pas en totalité.

L'élaboration nucléaire est suivie d'une phase d'excrétion nucléaire. Cette dernière donne lieu à l'apparition de granulations cyanophiles et fuchsinophiles, sphériques, périnucléaires, se colorant en brun par l'acide osmique. Ces granulations constituent les *grains de vénogène*. Sous cette dénomination, j'entends : non pas le venin proprement dit, ni le principe toxique du venin, mais une substance d'*origine nucléaire* excrétée dans le cytoplasma sous une forme figurée, granuleuse, quelquefois sous forme soluble, et revêtant alors secondairement, après émission dans le cytoplasma basal ou plus exactement périnucléaire, l'apparence figurée de formations ergastoplasmiques. Les grains de vénogène, après leur exode dans le cytoplasma, conservent pendant un temps variable les affinités chroma-

tiques de la chromatine; ils sont destinés à s'y dissoudre.

2° *Une phase cytoplasmique.* — Elle est caractérisée par l'apparition des grains oxyphiles de venin élaboré, se colorant en brun comme les grains de vénogène par l'acide osmique. L'élaboration cytoplasmique paraît surtout active à la période d'excrétion cellulaire.

Les deux phases nucléaire et cytoplasmique sont continues mais superposées. Le grain de vénogène et le grain de venin ne représentent pas deux stades évolutifs d'une formation unique, mais deux unités distinctes.

B. Action des agents chimiques. — 1° *Substances qui provoquent la sécrétion.* — Sous l'influence de faibles doses ($0^{gr},02$-$0^{gr},04$), agissant pendant un temps très court, de nitrate de pilocarpine et de muscarine, on assiste à la reproduction presque identique des phénomènes observés pendant une sécrétion normale. Des doses plus élevées ($0^{gr},10$), agissant pendant un temps prolongé (deux heures et demie), mais insuffisant pour amener la mort de l'animal, provoquent des altérations cellulaires caractérisées : par la vacuolisation du cytoplasma, la turgescence verticale des cellules et la caryolyse.

2° *Substance inhibitrice de la sécrétion.* — Sous l'influence du sulfate d'atropine en injection péritonéale, à petite dose et pendant un temps très court ($0^{gr},03$-$0^{gr},04$, une demi-heure), on voit le corps cellulaire diminuer de volume par excrétion de son contenu dans la lumière. Toutes les modifications morphologiques trahissant un travail sécréteur font défaut ; l'atropine inhibe donc la cellule à venin de la Vipère aspic. Le noyau lui-même ne présente aucune modification. Je n'ai pas constaté comme Lindemann son augmentation de diamètre.

§ 4. — Élaboration du venin chez les Couleuvres.

α. — *Chez le Zamenis viridiflavus* Latr. (Pl. I, fig. 30, 36 et 38).

1° *Structure de la parotide normale.* — *Observation faite sur une Couleuvre adulte, ayant été abondamment alimentée pen-*

dant six semaines, puis à jeun depuis trois semaines. L'animal a été sacrifié par section brusque du cou, et les glandes isolées aussitôt.

a. *Fixation dans le liquide de Lindsay et coloration au magenta-lichtgrün, à la safranine-Benda ou réciproquement.* — Sur ces coupes, l'épithélium sécréteur d'un acinus est constitué par des cellules hautes (5 à 6 μ) ; le noyau légèrement soulevé au-dessus de la basale (2 μ) occupe le tiers inférieur. On peut trouver des noyaux situés au milieu de la cellule ou même à son extrémité apicale ; mais ce fait est l'exception. Il est en général parfaitement sphérique et pourvu d'une membrane nette, présentant quelquefois en l'un de ses points une légère dépression, jamais assez accusée pour simuler un hile. Le *caryoplasme* est réfringent, incolore, hyalin, creusé souvent de petites vacuoles vides ou renfermant un grain de chromatine. Le *nucléole*, volumineux, peut être central, mais il est souvent excentrique, en contiguité avec le réseau chromatique ; de telle sorte qu'il offre l'aspect d'une sphère inscrite dans un polygone (quadrilatère irrégulier ou triangle) dont les sommets sont occupés par une granulation. Dans ce cas, le réseau est manifeste et l'on y distingue de très nombreuses granulations situées aux points nodaux. On peut rencontrer des noyaux pourvus de deux nucléoles. Ces massettes fuchsinophiles, sphériques ou ovoïdes, sont disposées à l'extrémité d'un filament du réseau et prennent une apparence d'haltère suspendue dans le caryoplasma. Ou bien elles sont libres entre elles, en contiguité ou non avec le réseau fragmenté. Dans certains cas, ces massettes sont accolées à la membrane nucléaire, sans qu'il soit d'ailleurs possible de reconnaître en cet endroit ni soulèvement ni dépression de la membrane. Qu'elles soient au nombre de 2, 3 ou 4 (nombre maximum que j'ai pu constater), les massettes fuchsinophiles semblent provenir de la division nucléolaire ; certaines montrent encore une périphérie basophile et sont entourées de petites granulations (cercle d'Eimer) en nombre variable. En dernier lieu,

nucléole et massettes peuvent disparaître ; la chromatine n'est plus alors représentée que par des grains, tapissant la membrane nucléaire ou répartis dans le caryoplasma sans ordre apparent ; quelquefois ils sont réunis en groupes distincts de 3, 4 ou 5 grains constituant des *plages* chromatiques ; ce sont sans doute là des phénomènes précédant la déchéance du noyau. Je dois ajouter que le noyau peut être englobé, à sa base, par une large vacuole vide ou montrant un réticulum coloré par les colorants cytoplasmiques. On peut aussi, à côté du noyau en état de raréfaction chromatienne plus ou moins avancée, trouver un noyau secondaire beaucoup plus petit, sphérique ou ovoïde, allongé suivant l'axe transversal de la cellule et compris entre le noyau sénile et la vitrée. Je n'ai pu constater de mitoses.

Cytoplasma. — Il est granuleux et renferme des corpuscules circulaires ou elliptiques d'un gris bleu foncé sur les coupes colorés au Benda. Ces corpuscules se décomposent parfois en fibrilles concentriques ; souvent le sommet distal de l'enclave est occupé par une grosse granulation vers laquelle convergent les fibrilles. En outre, on trouve au voisinage immédiat du noyau un petit nombre de granulations fuchsinophiles, libres ou enfermées dans des vacuoles. Ces dernières enclaves représentent les grains de *vénogène* ; pour les mêmes raisons que chez la *Vipera aspis*, elles me paraissent bien être d'origine nucléaire. A un stade plus avancé, les enclaves s'éloignent du noyau, perdent leur affinité chromatique, disparaissent, mais leur disparition est lente. Elles sont remplacées par des sphérules de volume et de forme variables, fixant intensivement les colorants plasmatiques. Ce sont les grains de venin oxyphiles.

b. *Après fixation au sublimé acétique.* — Lorsqu'on traite les coupes par le vert de méthyle employé seul, on reconnaît dans le *noyau*, dont la membrane se colore en vert clair, deux, trois ou quatre grosses granulations, limitant une zone incolore, sphérique, qui représente le nucléole ; en outre, on trouve dans le caryoplasma un très fin granulum chloro-

phile, et à la périphérie, contre la membrane, des grains en nombre variable, également chlorophiles. Sur des préparations colorées par l'hématéine-éosine, la structure morphologique du noyau paraît semblable, le nucléole éosinophile est pourtant mieux limité par une périphérie hématéinophile, contre laquelle sont les grosses granulations précédentes. Il apparaît aussi que le granulum intracaryoplasmique est plus dense. La membrane nucléaire absorbe l'hématéine, elle se colore en bleu. On trouvera contre le nucléole, ou répartis inégalement dans la masse caryoplasmique, des sphérules éosinophiles (1 ou 2). Ainsi ces deux colorations montrent déjà que si la plupart des grains de chromatine absorbent l'hématéine et le vert de méthyle, nombre de ces granulations ont pourtant une affinité plus marquée pour l'hématéine. Cette distinction est parfois très évidente sur les noyaux colorés par le vert de méthyle acétique. La surcoloration des coupes pendant plusieurs jours par ce réactif ne montre dans certains noyaux que les grains périnucléolaires, quelques rares granulations internes et de grosses granulations périphériques.

Le réseau, dans ces exemples, n'est bien visible qu'après la coloration hématéine-éosine.

Dans la coloration hématéine-Van Gieson, le nucléole se colore en rouge rubis, les granulations périnucléolaires et la circonférence nucléolaire en bleu foncé. Quant aux granulations périphériques et nodales, elles montrent diversement une fuchsinophilie ou une hématéinophilie franches, ou bien absorbent également les deux colorants, ne montrant qu'une spécificité chromatique fruste. En remplaçant la fuchsine par la safranine, on se convaincra facilement que ces deux colorants caractérisent la même espèce histochimique de chromatine.

2° *Structure de la glande en activité expérimentale. — Injection de 0^{gr},05 de nitrate de pilocarpine ; l'animal commence à saliver, ce qui est caractérisé par l'apparition d'un produit muqueux aux commissures labiales et de nombreuses*

déglutitions. L'action du toxique a été prolongée pendant dix minutes. L'animal est sacrifié par section du cou ; les glandes sont fixées au liquide de Bouin.

a. *Après coloration à l'hématoxyline-Heidenhain-Van Gieson-lichtgrün.* — Les cellules sont cylindriques, sans augmentation de hauteur ; le noyau légèrement turgescent (7 μ) est peu éloigné de la vitrée, même dans les cellules en voie d'excrétion exocellulaire et par conséquent en travail cytoplasmique actif.

Noyau. — Il est en général irrégulier, de forme ovoïde, à membrane nette mais peu épaisse, absorbant la laque ferrique. Le nucléole, difficile à mettre en évidence sur les pièces pilocarpinisées, n'a pas de station fixe. Il apparaît comme une tache ronde, ovalaire ou étoilée, hyaline, ayant absorbé la fuchsine et contenant à la périphérie de cette masse fondamentale fuchsinophile des grains de substance nucléolaire sidérophile ; la substance hyaline peut disparaître, et le vestige du nucléole consiste en un gros grain sidérophile. Il est probable que, dans ce cas, les granulations se condensent en partie, ces parties sont dissoutes et éliminées avec la substance acide dans le *caryoplasma.* Ce dernier est vacuolaire ; les vacuoles sont vides ou renferment un grain sidérophile. Le *cytoplasma* est constitué par une masse amorphe, dans laquelle sont réparties, sans ordre, de très fines granulations à réfringence accentuée et souvent entourées d'un halo clair. La zone hyaline, réfringente, périnucléaire, signalée chez la Vipère est aussi observée chez le *Zamenis viridiflavus.* Dans la lumière des tubes glandulaires, stagne une substance amorphe, vert-mousse dans la triple coloration employée.

b. *Après coloration au bleu de Unna-éosine.* — Ces préparations sont instructives en ce qu'elles montrent des granulations intracytoplasmiques, colorées en bleu foncé, périnucléaires, ce sont les grains de vénogène, et des granulations colorées en vert, ce sont les grains de venin. Cette coloration verte les distingue. Elle consiste en

une véritable métachromasie que l'on retrouve sur des pièces fixées au sublimé acétique, et colorées par le bleu de Unna employé seul. Ces granulations peuvent faire défaut et laissent à leur place des vacuoles; peut-être ces vacuoles sont-elles l'indice de grains mal fixés. J'ai observé aussi des noyaux ratatinés, anguleux, colorés en masses d'un bleu sombre : ce sont des éléments en état de dégénérescence pycnotique.

Je signale, à côté de ces cellules cylindriques, isolées dans un acinus ou par groupes de deux ou trois, des cellules ovoïdes, presque rondes, d'un large diamètre transverse, à noyau central, à corps cytoplasmique granuleux, bien limitées des cellules voisines. Peut-être sont-ce là les cellules que Leydig avait comparées aux « Labdrüsen », peut-être aussi des cellules cylindriques en dégénérescence.

Il m'a été impossible de me prononcer.

c. *Après fixation au sublimé acétique.* — Le séjour prolongé des lames (trois à quatre jours) dans une solution de vert de méthyle acétique indique dans le *noyau* une notable diminution de sa teneur en grains de chromatine chlorophiles. Sur des coupes colorées à l'hématéine-magenta-lichtgrün, ces colorants étant employés successivement, on voit que la chromatine nucléaire montre une affinité remarquable pour le magenta à l'exclusion presque complète de l'hématéine; ou bien, les granulations périphériques n'absorbent pas l'hématéine et au contraire sont visibles après passage au magenta, ou bien elles se teintent très faiblement en bleu clair par l'hématéine et, après le magenta, se montrent comme les précédentes colorées en rouge-rubis éclatant, le second pigment ayant totalement effacé le premier.

La safranine, employée seule, dissocie également le nucléole, qu'elle colore comme le magenta uniformément, ainsi que de grosses mottes chromatiques périphériques. Certaines petites granulations, que le magenta colore, n'absorbent pas la safranine, ou nécessitent pour cela un contact prolongé (vingt-quatre à quarante-huit heures) de la lame, dans la solution de safranine-anilinée.

Dans ces préparations, le réseau est fragmenté. Certaines granulations de chromatine sont visibles aux points nodaux des fragments du réticulum ; le plus grand nombre est libre dans un caryoplasma à réactions nucléaires marquées (surtout pour la safranine, la fuchsine acide et le magenta).

La *membrane* absorbe à peine le vert de méthyle ; elle se teinte bien par la safranine et le magenta.

Si on fait suivre le magenta employé seul d'un colorant oxyphile, par exemple le lichtgrün, la membrane se colore en vert ou en violet.

Cellules du canal excréteur. — La glande parotide est occupée en son centre par un canal excréteur à cellules cylindriques, claires, hautes, réfringentes comme du cristal, à noyau basal, très petit, intimement accolé à la vitrée. Ces cellules sécrètent un produit limpide, muqueux, elles ne renferment aucune enclave, leur produit de sécrétion se mélange dans la lumière à celui des cellules à granulations. Elles sécrètent très abondamment.

β. — *Chez le Tropidonotus viperinus.*

La parotide de la Couleuvre *Tr. viperinus* est une glande mixte, du type séro-muqueux. Les tubes séreux sont presque exclusivement localisés dans la partie postérieure de la glande. A mesure que l'on avance vers la partie antérieure, ces tubes séreux sont mêlés à des tubes exclusivement muqueux ou séro-muqueux, ils s'enchevêtrent avec les tubes de la glande labiale supérieure proprement dite. Le canal excréteur présente la même structure que chez le *Zamenis viridiflavus*. Le corps glandulaire est divisé par des travées de tissu conjonctif en plusieurs lobes, des septa de même tissu en lames extrêmement minces séparent les tubes.

Dans les cloisons interlobulaires, on peut mettre en évidence, par l'orcéine, l'existence de fibres élastiques.

Cellule séreuse à l'état normal : cellule à vénogène. — C'est

une cellule cylindrique à noyau basal, se laissant bien définir de la vitrée.

Sur des coupes fixées au liquide de Lindsay et colorées au magenta-benda, le *noyau* est rond (5 μ), très régulier, à membrane nette, peu épaisse, dénuée d'affinités énergiques pour les colorants basiques. Le *nucléole* est petit, sans station fixe, à contour polygonal ; quelle que soit l'apparence optique de son contour, il présente toujours les caractères suivants : masse de substance amorphe colorée en rose vif par la fuchsine, à périphérie prenant une teinte rouge sombre, quelquefois des granules y sont remarqués ; ces granulations sont internes ou périphériques, concentriques à une tache rosée, ou situées aux angles du polygone nucléolaire. L'appareil nucléolaire est lui-même entouré par une sorte de vacuole colorée en rose pâle. La chromatine est irrégulièrement distribuée, le réseau est indistinct, et seules des variations de faible amplitude de la vis micrométrique permettent de définir des filaments réfringents, contigus au nucléole et aux grains de chromatine. Autour des granulations elle-mêmes, il est constant d'observer une vacuole. Le *caryoplasma* réfringent, vacuolaire, se colore en rose pâle par le magenta. Cet état structural du noyau ne semble pas correspondre à un état de repos complet.

Le *cytoplasma* est granuleux, à inclusions de deux sortes : les unes basophiles, grains de vénogène à halo clair ; les autres colorées par le benda, plus volumineuses : grains de venin. Le produit excrété dans la lumière est amorphe, acidophile. Souvent les parois cellulaires sont peu nettes, les limites mal indiquées.

Cellule muqueuse à l'état normal. — Mêmes caractères que chez le *Zamenis viridiflavus*. Au repos total : cellules hautes, réfringentes, d'apparence cristalline, à noyau ovale (5 μ × 3 μ — 5 μ × 2 μ), allongé suivant la vitrée, quelquefois en forme de coupelle dont la convexité repose sur la basale ; le *protoplasma* est clair, ne se colore pas ; les cloisons cellulaires sont bien marquées ; au stade d'activité,

le noyau est sphérique, soulevé dans la cellule, celle-ci souvent binucléée; le contenu cytoplasmique est vacuolaire.

Cellule muqueuse des tubes séro-muqueux. — Les caractères du noyau et du cytoplasma sont semblables à ceux des tubes muqueux du canal excréteur décrits ci-dessus. Dans les tubes séro-muqueux, les cellules séreuses qui présentent les mêmes caractères morphologiques que les précédentes (cellules à vénogène), sont réunies latéralement au fond des tubes, en *croissants*, par groupe de trois ou quatre.

Action des excitants chimiques.

1° *Injection de 0gr,05 de chlorhydrate de pilocarpine; sacrifice cinq minutes après l'injection; pas de salivation perçue. Fixation au liquide de Bouin; coloration Unna-éosine.*

Dans la glande, les capillaires intralobulaires sont dilatés; pas de profonds remaniements de structure ; les cellules sont légèrement turgescentes en hauteur, les grains de vénogène sont peu visibles, le corps cellulaire est rempli d'un fin granulum oxyphile de venin élaboré. Dans le *noyau*, la chromatine est périphérique; le nucléole est uniformément teinté par le bleu de Unna en bleu sombre.

En somme, l'excitation occasionnée par le toxique n'a pour conséquences que l'excrétion exocellulaire du venin élaboré, et des mouvements passifs du noyau. Le seul indice de travail sécréteur est fourni par les phénomènes qui dans le cytoplasma accompagnent l'excrétion, et sont réduits ici à une disparition partielle du vénogène figuré.

2° *Injection de 0gr,05 de chlorhydrate de pilocarpine; l'animal est sacrifié après cinq minutes de ptyalisme prononcé, soit vingt-cinq minutes après l'injection.*

Cellule à vénogène. — Examen de préparations colorées au bleu de Unna-éosine ou selon la méthode d'Heidenhain : 1° La cellule peut avoir conservé sa forme cylindrique. Le *cytoplasma* y contenu est clair, acidophile; la portion apicale est condensée en une ligne épaisse rose vif; on dissocie dans le cytoplasma de rares granulations de vénogène bleu pâle. Le *noyau* a subi son mouvement passif d'antéropul-

sion, qui peut être très prononcé (10 à 15 μ); il n'y a pas de différenciations profondes, je signale seulement le mouvement centrifuge des grains intranucléaires. — 2° La cellule peut avoir perdu sa forme cylindrique ; la partie apicale est limitée par une ligne à concavité plus ou moins accentuée, continue avec le contenu du tube glandulaire par des tractus de filaments acidophiles. Ailleurs la déchéance de la plastide est plus accentuée; le corps cellulaire est réduit à une mince couche de substance amorphe, acidophile, englobant un noyau ovoïde, reposant sur son grand axe et dont la chromatine a subi une fonte presque totale.

Entre ces deux limites se placent des cellules à phase ergastoplasmique (*) ; l'ergastoplasma étant réduit à une croûtelle périnucléaire de substance sidérophile, prenant quelquefois au pôle antérieur l'apparence d'un accent circonflexe ; au pôle postérieur, on peut isoler des masses chromatiques ovalaires, juxtanucléaires, qui paraissent être des résidus de leucocytes dont le cytoplasma a été dissous.

Cellule muqueuse. — Les cellules du canal excréteur sont gonflées, le noyau a subi un léger mouvement d'antéropulsion (3 μ).

γ. — *Chez le Tropidonotus natrix* L.

La cellule normale, à grains de vénogène, est identique à la cellule des deux animaux précédents. Je n'aurai ici qu'à me répéter. Je note seulement le volume du noyau de la cellule au repos : 5 à 6 μ.

J'ai étudié spécialement avec soin, chez cet animal, l'action des agents excitateurs de la sécrétion : pilocarpine et muscarine et l'action inhibitrice de l'atropine.

Lindemann, en effet, a prétendu que les glandes de la Couleuvre à collier ne réagissaient pas sous l'influence de

(*) Sur le rôle de l'ergastoplasma dans l'élaboration du venin, voy. : *Élaboration du venin chez la Scolopendre*, p. 97.

ces agents ; mes recherches m'imposent des conclusions contradictoires à cette opinion. Lindemann dit : « Zu schlusse muss ich noch hinzufagen, dass die homologe Oberlippendrüsen der Ringelnatter (*Tropidonotus natrix*) weder durch Atropin noch durch Pilocarpin irgend wie in ihem Aussehen verändert wird. »

Action des agents accélérateurs de la sécrétion.

1° Action de la Muscarine.

Tropidonotus natrix. Injection de 0gr,02 de muscarine dans la cavité péritonéale à 2 h. 20. A 2 h. 25, la bouche est remplie d'un liquide épais, muqueux, cette salive sourd par les fentes commissurales ; à 2 h. 40, l'animal est tué par section du cou. Fixation au liquide de Bouin. Coloration à la safranine-lichtgrün.

Cellules hautes, turgescentes verticalement ; le *noyau* a conservé sa forme sphérique ; il a subi un léger mouvement d'antéropulsion ; la chromatine, dans les noyaux en activité cinétique prolongée, est réduite à quelques granulations juxtaposées sur la face interne de la membrane nucléaire, où elles s'aplatissent et prennent une forme lenticulaire, et au nucléole sans grains intranucléolaires. Le *caryoplasma* est coloré en rose pâle. Autour du noyau turgescent (8 μ), on voit une zone de diffusion peu chromatique, basophile ; on ne rencontre pas d'ergastoplasma. Dans le *cytoplasma*, clair, plus de grains de vénogène. Dans certains noyaux en travail moins actif, on signale au pôle antérieur de grosses mottes chromatiques d'ergastoplasma. Sur des préparations au bleu de Unna-éosine, on caractérise, dans un assez grand nombre de noyaux, un caryoplasma contenant, à côté des granules de chromatine, un fin précipité acidophile.

2° Action de la Pilocarpine.

1re EXPÉRIENCE. — *Tropidonotus natrix ♂, 95 grammes, reçoit à 4 h. 10 une injection intrapéritonéale de 0gr,5 de chlo-*

rhydrate de pilocarpine. La sécrétion est établie à 4 h. 18; la salivation est abondante, elle est démontrée par l'émission d'un liquide spumeux par les fentes commissurales; à 4 h. 23, l'animal fait de larges inspirations; la langue projetée au dehors est enduite d'une couche glaireuse; les mouvements de déglutition sont rapprochés; à 4 h. 29, défécation. L'animal est sacrifié à 4 h. 30 par section du cou. Cette Couleuvre avait subi un jeûne de vingt-trois jours.

L'examen histologique est semblable à l'examen précédent après action de la muscarine. Les cellules ont surtout augmenté latéralement de volume, elles sont peu développées verticalement; leur pôle apical est limité par une zone de protoplasma plus condensé, acidophile, amorphe.

2e EXPÉRIENCE. — *Tropidonotus natrix* ♀, *145 grammes; alimentée régulièrement avec des grenouilles vertes; reçoit, à 1 heure, 0gr,6 de chlorhydrate de pilocarpine. A 1 h. 10, début de la salivation; à 1 h. 25, larges inspirations, mouvements de déglutition; à 2 h. 12, défécation, mouvements cloniques généralisés; à 2 h. 19, l'animal est étendu sur le ventre, le corps est flasque, mou, le tonus musculaire est aboli.*

A 3 heures, l'animal est sacrifié par section brusque du cou.

La glande parotide immédiatement prélevée est fixée au liquide de Lindsay.

L'examen histologique montre un épithélium sécréteur, siège de grosses altérations. Dans la grande majorité des tubes, il est impossible de reconnaître les limites cellulaires, et l'on a l'apparence d'un syncitium, formé d'une substance fondamentale granuleuse à réaction acidophile, dans laquelle sont éparses quelques granulations de vénogène non dissoutes. Les noyaux sont turgescents (8 à 9 μ), ils présentent de nombreux exemples de caryolyse. A ces phénomènes, s'ajoutent des altérations pycnotiques; épars dans le protoplasma, les noyaux ont une forme polygonale souvent tétraédrique, ils fixent intensivement les colorants nucléaires; ces faits sont du ressort de la pathologie cellulaire, ils dénotent une action nécrotique intense de la part du pro-

duit injecté, lorsque son action se prolonge ; les capillaires interlobulaires sont très dilatés.

3° Action de l'atropine.

Tropidonotus natrix ♀, *120 grammes; reçoit en injection intrapéritonéale 0gr,3 de sulfate d'atropine en solution à 1 p. 100 à 2 h. 40. A 2 h. 45, on observe une salivation énorme, plus intense même qu'avec la muscarine et la pilocarpine. Devant cette manifestation, croyant à une erreur de technique, je refais une seconde expérience :* Couleuvre à collier ♀, *128 grammes, reçoit 0gr,1 de sulfate d'atropine en injection péritonéale à 2 heures. A 2 h. 30, salivation légère et mouvements de déglutition ; à 3 heures, l'animal ne manifeste aucun symptôme pupillaire appréciable ; il est tué par section du cou, les parotides sont immédiatement prélevées et fixées dans le liquide de Bouin et le sublimé acétique.*

L'*examen histologique* montre un épithélium composé de cellules sombres, à protoplasma très condensé, criblé de très petites granulations basophiles. Le *noyau* est turgescent (7 μ), il présente pourtant l'apparence d'un élément inactif; le réseau est parfaitement visible, le nucléole central à la membrane nucléaire absorbe le vert de méthyle. Il semble donc qu'à la suite de l'injection de sulfate d'atropine, on peut résumer la vie de la glande en : 1° phase d'excrétion exoglandulaire, caractérisée par l'afflux violent ou limité du liquide des canaux excréteurs; 2° phase d'excrétion exocellulaire ; 3° phase d'inhibition cytoplasmique, le travail nucléaire est aboli, tout au moins une heure après l'injection du toxique.

Avant de conclure sur ces recherches, je dois ajouter qu'ayant tenté à plusieurs reprises, de répéter les observations de C. Bisogni, sur les terminaisons nerveuses, dans les cellules des glandes salivaires des Ophidiens, je n'ai pas pu observer, tout en suivant les techniques employées par

cet auteur (méthode d'Ehrlich au bleu de méthylène sur l'animal vivant, — méthode de Paladino, — méthode de Ramon y Cajal), aucune terminaison nerveuse intracytoplasmique ; voire même juxtanucléolaire comme le dit Bisogni. Tout intéressantes que soient les conclusions de cet auteur, il est nécessaire de les reprendre à nouveau.

Résumé : La glande parotide des Couleuvres (*Zamenis viridiflavus*, *Z. viperinus*, *Tropidonotus natrix*) est une glande en tubes, dont l'épithélium sécréteur est à cellules séreuses ou muqueuses, ou contient à la fois des cellules séreuses et des cellules muqueuses.

1° La cellule séreuse renferme des granulations fuchsinophiles qui, par leurs caractères physiques et chromatiques, par leur origine et leur processus de disparition, sont comparables aux grains de vénogène de la cellule à venin de la Vipère.

2° Comme chez cette dernière, l'élaboration du produit excrété dans la lumière comprend une phase d'élaboration *nucléaire*, une phase d'élaboration *cytoplasmique*. La seconde phase est surtout active lorsque, sous l'influence d'une excitation périphérique ou centrale, l'animal excrète le produit antérieurement contenu dans les canaux excréteurs. Les réserves de vénogène disparaissent alors, et le corps cytoplasmique se charge de grains oxyphiles. Le produit excrété dans la lumière est homogène, fluide, amorphe, sans inclusions granuleuses.

3° On peut donc conclure que les parotides de la Couleuvre, homologables aux points de vue phylogénétique, physiologique et anatomique, aux glandes à venin différenciées en organe de défense des Solénoglyphes, le sont aussi au point de vue de la cytogénèse de leurs grains de sécrétion.

4° Les agents chimiques (pilocarpine, muscarine et atropine) apportent, dans le fonctionnement des parotides de la Couleuvre, de rapides et très importantes modifications.

§ 5. — Élaboration du venin chez le *Triton cristatus* Laur.

(Pl. I., fig. 12, 13 et 14.)

Dans une cellule au repos, chez un animal qui était à jeun depuis huit jours, les *noyaux* des glandes à venin sont formés d'un nombre considérable de très gros caryosomes, unis les uns aux autres par de fins tractus réfringents, ou libres. Ces caryosomes sont contigus souvent au nucléole et paraissent être contenus dans les mailles d'un réseau à petites granulations chromatiques nodales. Ces gros caryosomes sont répartis dans le caryoplasma par groupes de trois ou quatre, sans ordre. Sur des coupes, colorées au magenta-lichtgrün après fixation au sublimé, il semble que l'on ait affaire à deux sortes de grains chromatiques : les uns, gros, en bâtonnets, les autres, plus petits, sphériques (3 μ), très réfringents, semblant colorés en rose vif près des premiers qui apparaissent en rouge sombre. Les uns et les autres peuvent être entourés d'un halo concentrique de couleur claire. Cette distinction n'est qu'apparente ; elle a lieu même sur des coupes d'une épaisseur de 3 μ, et est due à la différence d'absorption des rayons lumineux ; les gros caryosomes sombres sont situés sur le plan superficiel, les caryosomes plus réfringents sont situés dans le plan profond. Si l'on fait mouvoir la vis micrométrique, ils apparaissent à leur tour en plan superficiel et perdent une partie de leur éclat. Outre ces caryosomes magentophiles, il y a lieu de distinguer un gros nucléole (5 à 7 μ), ovoïde ou sphérique (fig. 13), quelquefois à contour irrégulier, bosselé, sans situation fixe, à structure simple ou vacuolaire ; composé d'une grosse motte chromatique centrale, séparée quelquefois de la croûte périphérique par un léger hiatus concentrique, plus réfringent. Grains de chromatine et nucléole sont plongés dans une atmosphère hyaline ou granuleuse, acidophile, de caryoplasma. Le noyau est séparé du cyto-

plasma par une membrane mince, absorbant l'hématoxyline au fer. Les noyaux au repos (20-25 μ) tapissent la concavité du cul-de-sac glandulaire ; ils sont irrégulièrement espacés dans une masse spumeuse, formée par le cytoplasma et le produit de sécrétion. Ce produit dessine des loges irrégulières, polygonales, variant quelquefois par la chromaticité de leur contenu. Certains noyaux sont limités par une membrane cellulaire dans un espace renfermant des grains safranophiles ; cette membrane dessine dans le cul-de-sac un territoire conique, régulier, répondant à un ou plusieurs noyaux. Un certain nombre de pseudo-cellules semblables peuvent être placées les unes à côté des autres ou séparées par les larges espaces polygonaux décrits ci-dessus, et dont le contenu acidophile représente du venin élaboré. Ces cellules géantes ou de Leydig peuvent ne montrer qu'une structure alvéolaire sans grains de sécrétion. Les cellules à grains fuchsinophiles et cyanophiles représentent des éléments à vénogène. Les territoires mal délimités par les cloisons artificielles, à contenu à la fois fuchsinophile et acidophile, ou uniquement acidophile, sont dus à l'éclatement des cellules, gorgées de produit élaboré ou en voie d'élaboration et fusionnées entre elles. Leur aspect est celui d'un syncitium, mais ce syncitium est secondaire, comme je le montrerai.

Les *grains de vénogène* présentent les mêmes caractères que chez la *Vipera aspis*, et les Couleuvres. Ils apparaissent entourés d'un halo clair. Dans les mailles du syncitium, on peut trouver à la fois les granulations fuchsinophiles de vénogène, et les grains oxyphiles de venin élaboré.

Origine des grains de vénogène. — Il y a longtemps déjà que la structure compliquée des noyaux des glandes à venin des Batraciens est connue. Nicoglu (1) est l'un des premiers qui en ait donné une description détaillée. Je cite les travaux d'Heidenhain et des auteurs qui se sont occupés de cette question, renvoyant à la Bibliographie de Nicoglu et à celle donnée par Mme Phisalix (2) plus récemment. L'origine

nucléaire des grains de vénogène semble avoir assez heureusement rallié la plupart des cytologistes, encore que certains points restent controversés. Ce sont ces points spéciaux que je me propose d'examiner. Je fais au préalable remarquer que le seul souci d'enrichir le vocabulaire cytologique, ne m'a pas uniquement conduit, lorsque j'ai proposé un nom particulier : *vénogène*, pour désigner le produit d'élaboration du noyau de la cellule à venin. La plupart des auteurs s'accordent, en effet, à dire que l'élaboration endonucléaire est suivie d'une élaboration cytoplasmique. Le grain d'origine nucléaire n'est donc pas le venin ; pas plus que le grain de zymogène ne constitue le ferment ; vénogène et zymogène sont deux produits comparables; il était logique de marquer d'un nom à terminologie suggestive, le résultat de l'activité du noyau dans l'élaboration du venin.

Trambusti (3), dans les noyaux des glandes à venin du *Spelerpes fuscus*, constate la présence de granulations cytoplasmiques, émigrées du noyau, après avoir subi une élaboration endonucléaire primitive. Galeotti (4), la même année, chez le même animal, arrive à des conclusions identiques. Il voit sortir du noyau des grains, dont le centre se colore par la fuchsine et la périphérie par le vert de méthyle. Arrivés dans le cytoplasma, ces grains augmentent de volume, par un mécanisme analogue à celui subi par les grains d'amidon; peu à peu, ils perdent leur double coloration, par une série de modifications qu'il y a lieu de croire cytoplasmiques, car l'auteur n'est pas affirmatif sur ce point : « Ich weiss nicht, ob diese Körnchen von Anfang sie die notwendigen Differenzierungen, durch die sie sich in ganz verschiedene Producte verwandeln, beim Durchgang durch das Protoplasma erfahren, oder ob sie von ihrem Ursprung an ein besondere, chemische, specifische zusammensetzung haben (*loc. cit.*, p. 500). » Dans les glandes à venin granuleux de la Salamandre, Mme Phisalix conclut aussi à l'élaboration endonucléaire de ce produit : « Les gros noyaux en travail

produisent, à leur intérieur, des granulations qu'ils expulsent ensuite, et qui constituent la partie toxique du venin; ces granulations restent d'abord groupées et retenues autour de leur noyau producteur par une membrane protoplasmique très fine et réticulée, formant ainsi une masse volumineuse, un sac à venin... Ces granulations n'*acquièrent qu'à la longue* leurs propriétés biréfringentes et toxiques. » Dans une note préliminaire, puis dans sa thèse sur le nucléole, P. Vigier, qui étudie la cellule de la glande à venin du Triton crêté, insiste surtout sur le rôle du nucléole dans la formation des granulations de vénogène : « Je rappelle enfin les observations que j'ai faites sur la glande à venin du Triton où j'ai vu, à côté du nucléole, des globules détachés sans doute par bourgeonnement de sa surface, et, dans les cellules qui commencent à sécréter, des vacuoles juxtanucléolaires souvent volumineuses, dont le contenu offre un certain nombre de réactions colorantes semblables à celles des globules de sécrétion du cytoplasma. Je crois que cette substance, destinée à être déversée dans le cytoplasma de même que les globules intranucléaires, représente un produit élaboré par les nucléoles. »

L'étude de la cellule à venin après faradisation de dix minutes, m'a montré les détails suivants. Cette étude est faite sur du matériel fixé au sublimé acétique à 2 p. 100 d'acide.

Coloration au magenta-lichtgrün. — Les noyaux (24 à 60 μ) riches en chromatine sont très rares; chez tous le boyau nucléien est fragmenté. Quelques-uns ont encore une forme sphérique, la plupart sont au contraire irréguliers; ils ont les aspects décrits par Mme Phisalix dans les cellules de la Salamandre. Dans certains noyaux ovoïdes qui sont manifestement diminués de volume, la chromatine s'est condensée au pôle antérieur, de façon à simuler une sorte de couronne. En d'autres, elle forme de petits amas mûriformes. Dans le plus grand nombre, les caryosomes sont isolés ou distribués par couples; ils sont très différents de volume et plongés dans l'atmosphère granuleuse, acidophile, du caryo-

plasma. Le nucléole manque souvent, parfois aussi il n'a pas changé de structure ni de dimensions. A côté de ces noyaux pauvres en chromatine et en voie de dégénérescence par chromatolyse, on trouve des culs-de-sac glandulaires, composés uniquement de noyaux jeunes présentant les caractères décrits au commencement de cette étude. Lorsqu'on se trouve en présence de noyaux au début d'une sécrétion active, ayant encore à peu près conservé leur forme et leur volume, dans lesquels on peut compter de quinze à vingt caryosomes, on remarque très facilement que le contenu acidophile, granuleux, est enserré dans les mailles du réseau superficiel à granulations nodales. Dans la coloration au triacide d'Ehrlich, le granulum caryoplasmique se colore en rose par la fuchsine, d'une façon identique à celle du ou des nucléoles ; les caryosomes périnucléolaires en bleu foncé, les caryosomes périphériques en rouge intense.

Sur les coupes traitées par l'hématoxyline ferrique suivie d'Orange G, les grains de vénogène paranucléaires se colorent en noir, les grains de chromatine également. Le nucléole présente une substance fondamentale vacuolaire que colore l'Orange et un anneau périphérique, en contiguïté avec de grosses granulations sidérophiles. Le granulum caryoplasmique absorbe l'Orange G.

Colorations au vert de méthyle-magenta. — Le nucléole primaire et les nucléoles de division se colorent en rose ; les caryosomes périnucléolaires en vert ; les caryosomes périphériques à la membrane, en rouge-rubis. Sur de telles préparations le nucléole peut persister malgré la dégénérescence accentuée du noyau. Il est aussi parfois expulsé tel quel avec les caryosomes, par dissolution de la membrane nucléaire. Je n'ai pas vu l'expulsion violente de cet élément, à travers la membrane. Le nucléole peut aussi se diviser et on trouve trois ou quatre nucléoles de division. Il y a, de plus, des figures qui permettent de soutenir l'opinion de formation de la nucléole secondaire par bourgeonnement.

Les nucléoles secondaires sont entraînés, comme le grain de chromatine fuchsinophile, dans le cytoplasma, où ils se mêlent aux grains de venin.

Le nucléole émet-il dans le cytoplasma des vacuoles? Sur plusieurs préparations, il m'a bien semblé voir des vacuoles volumineuses, juxtanucléolaires, analogues à celles figurées par Vigier; mais ces figures sont exceptionnelles; elles existent pourtant et sont sans aucun doute la manifestation d'une dégénérescence nucléolaire. Il semble donc acquis que, d'une part les grains de chromatine, après avoir subi une modification moléculaire, qui les rend aptes à absorber la fuchsine, et d'autre part le nucléole, participent à l'élaboration du vénogène. Ceux-ci par expulsion directe, celui-là par émission de substance nucléolaire dissoute.

En ce qui concerne le nucléole, on peut considérer comme démontrés les faits décrits par Vigier. Mais il reste cette question : quelle est l'origine de la substance acidophile granuleuse intranucléolaire, et quel est son rôle? Pour Trambusti, Galeotti et moi-même, les grains de vénogène fuchsinophiles sortent du noyau. Ils entraînent avec eux une petite portion de caryoplasma agglutiné à leur surface; ils conservent pendant un certain temps les caractères chromatiques de la nucléine, puisqu'à mon avis ils se dissolvent dans le cytoplasma ; les grains de venin acidophiles apparaissent ultérieurement. Chez la Salamandre, Mme Phisalix a vu l'élaboration endonucléaire poussée plus loin : « C'est dans l'intérieur de ces tubes nucléiniens qu'on voit tout d'abord se différencier les premiers grains de venin sous forme de petites sphères homogènes colorées en rose par l'éosine;... au fur et à mesure que le noyau émet des granulations, il devient plus clair, les tubes nucléaires disparaissent, il ne reste plus que les fins tractus du réseau nucléaire qui se modifient et se colorent en rose comme le protoplasma environnant. C'est le terme ultime de tous les noyaux (Pl. VII, fig. 2, 3, 4, 5, *loc. cit.*). »

D'après mes observations sur le Triton, il résulte de

l'examen répété de noyaux au repos et de l'examen de noyaux jeunes appartenant à des cellules faradisées, que l'élément granuleux, éosinophile, est préexistant; c'est le caryoplasma (granulations de lanthanine de Heidenhain). Si ces granulations deviennent visibles au moment de la sécrétion, cela est dû à la disparition dans le cytoplasma des grains de chromatine par qui elles sont masquées. Schneider figure chez la Salamandre des filaments basaux. Je n'ai pas surpris chez le Triton le stade où ces formations sont visibles.

Rôle des leucocytes. — A côté des noyaux, ou même immigrés dans le syncitium on verra, surtout après faradisation, un grand nombre de leucocytes. Ces leucocytes forment parfois des enclaves colorées en masse par la safranine. Ils disparaissent avec le produit de sécrétion, ne phagocytent ni ne remplacent les noyaux. Le remplacement de ceux-ci est assuré par des mitoses ou amitoses dont on voit de nombreux exemples.

On peut enfin s'assurer, que le syncitium ne représente qu'une structure secondaire occasionnée par l'intensité du fonctionnement glandulaire. Ce n'est pas une structure primitive et normale.

La figure ci-après (p. 92) est l'image structurale d'une glande faradisée. On y remarque de jeunes noyaux à territoire cellulaire limité et formant un épithélium basal continu.

En résumé, chez le *Triton cristatus*, l'élaboration des grains de vénogène est due à la mise en liberté des caryosomes dans le cytoplasma, après élaboration endonucléaire. Pendant cette élaboration, les caryosomes perdent leur chlorophilie et deviennent fuchsinophiles (dans les méthodes de coloration combinées, simultanées). Le nucléole et les autres éléments du noyau y participent. Le noyau d'ailleurs, tout entier, intervient dans la formation du venin par des fontes successives. La continuité des générations est assurée par des mitoses et amitoses. Il faut donc abandonner en partie l'opinion exprimée par Drasch d'après qui le venin

est une différenciation uniquement cytoplasmique. Il y a lieu d'élargir celle de Schultz qui, tout en reconnaissant au noyau de la cellule à venin « une somme considérable

Fig. 1. — Coupe d'une glande de la queue du Triton, montrant l'épithélium basal continu. — *l*, leucocyte ; 1, cellules de troisième génération avec corps cellulaire bien distinct, formant un épithélium continu ; 2, cellules de deuxième génération, l'épithélium est dissocié ; 3, noyaux de première génération épars dans le faux syncitium ; *p*, pigment.
Ocul. comp. 6 ; obj. imm. 1mm6.

d'énergie spécifique ou potentielle », ne le fait pas directement intervenir, dans l'élaboration des produits toxiques excrétés.

§ 6. — L'élaboration du venin chez le *Buthus Europæus* Leach.

Dans les cellules d'une glande à grains de sécrétion de *Buthus Europæus* L., le *noyau* est petit (5 à 6 μ), sphérique, à

membrane très mince, mais bien définie ; il occupe le territoire basal de la cellule. Sur des préparations, *fixées au liquide de Bouin* et colorées à la laque ferrique, suivie du mélange de Van Gieson, le *noyau* au repos présente un nucléole central, dans lequel on peut reconnaître deux substances bien différentes : une masse hyaline, centrale, vacuolaire, ayant absorbé à la fois l'acide picrique et la fuchsine; elle se colore en jaune verdâtre. A la périphérie de la substance fondamentale, on voit une mince ligne sidérophile, contre laquelle sont appliquées de fines granulations sidérophiles. Dans le caryoplasma, selon le temps de décoloration, les caryosomes ont une teinte gris-fer ou noire. Ils sont distribués sans ordre apparent, ou sur des circonférences concentriques, et réunis par des filaments achromatiques, visibles grâce à leur forte réfringence. Éparses parmi les caryosomes sidérophiles, une ou deux sphérules se colorent comme le plasma nucléolaire. La membrane nucléaire, d'épaisseur régulière, absorbe l'hématoxyline; on observe quelquefois des noyaux binucléolés; l'analyse chromatique ne distingue pas ces nucléoles. Il semble qu'ils dérivent par bipartition du nucléole primaire.

Sur des préparations fixées au *sublimé acétique* et colorées par le triacide d'Ehrlich, après mordançage dans l'eau iodée acétique, le nucléole plasmatique est coloré en rose au centre, en bleu à la périphérie ; les nucléolules sont fuchsinophiles comme le contenu de la vacuole centrale du nucléole, les petits caryosomes absorbent le vert de méthyle, quelques masses périphériques sont colorées en rouge. La membrane nucléaire est, elle aussi, fuchsinophile. Après le même fixateur et coloration au bleu de Unna-éosine, le nucléole est violacé ou verdâtre au centre, bleu foncé à la périphérie, la membrane d'un bleu clair, les caryosomes d'un bleu foncé. Après fixation au liquide de Lindsay, traitement des coupes par l'eau oxygénée et coloration par le magenta-lichtgrün, les particularités morphologiques signalées sont encore mises en évidence.

Autour d'un tel noyau, le cytoplasma est souvent condensé, granuleux. Je n'ai observé que de très grêles filaments ergastoplasmiques. Le corps cellulaire est formé d'un protoplasma granuleux. Dans une cellule, on trouve à considérer plusieurs sortes de granulations, dont les aspects sont différents, suivant le fixateur auquel on s'adresse. Ces formations granuleuses ne sont pas dues à l'action du fixateur sur les albuminoïdes cellulaires; elles existent dans la cellule vivante. Il est facile de s'en rendre compte par dissociation du tissu glandulaire dans le sérum iodé.

Les grains de sécrétion très réduits apparaissent réfringents; au contact de l'eau, ils se gonflent, puis éclatent. Le liquide de Bouin les fixe incomplètement dans leur forme; certains sont pulvérisés, d'autres dissous; sous l'influence du sublimé acétique, ils sont assez bien conservés, mais semblent gonflés et ellipsoïdes; les vapeurs d'acide osmique les colorent en gris-fer; à côté de ces petits granules ($0^{\mu},25$ à $0^{\mu}, 5$), on trouve de grosses gouttelettes de sécrétion de 1 à 2 et 3 μ.

Sur des préparations, fixées au sublimé acétique et colorées par le bleu de Unna-éosine, les petites granulations se colorent en rose vif par l'éosine, par la safranine en rouge; le bleu de Unna employé seul les colore en vert. Après le triacide, elles ont une coloration rouge orangé. Après fixation au liquide de Bouin et coloration par l'hématoxyline au fer suivie du mélange de Van Gieson, elles se teignent en gris rose. Ces fines granulations sont très nombreuses, elles remplissent généralement des espaces vacuolaires situés au tiers antérieur, quelquefois à la moitié du corps cellulaire; leur nombre peut être suffisant pour déformer le pôle antérieur de la cellule qui s'élargit, et, si les cellules collatérales sont elles-mêmes gorgées de grains de sécrétion, les parois cellulaires sont rompues et les vacuoles se fusionnent. Ces granulations constituent les grains de venin élaboré, grains oxyphiles.

J'ai remarqué, dans certains cas, des noyaux transportés

jusque dans ces vacuoles. Le cas de formation de ces poches de sécrétion est l'exception; le plus souvent, les cellules même remplies de grains de sécrétion conservent l'intégrité de leurs parois.

Sur les coupes, les gouttelettes de sécrétion signalées plus haut se colorent en vert après action du bleu de Unna, quelquefois en violet clair; après l'hématoxyline d'Heidenhain au fer et Van Gieson, elles ont une teinte verdâtre; après le triacide elles sont franchement violettes. Dans les cellules au repos, ces gouttelettes sont peu apparentes.

Dans les cellules faradisées (noyau 7 à 8 μ), au contraire, les grains safranophiles disparaissent et les gouttelettes de sécrétion se montrent dans les larges vacuoles presque vides.

Granulations périnucléaires. — Cette étude sera faite sur les noyaux des épithéliums jeunes, à corps cellulaire réduit, à protoplasma finement granuleux, à parois cellulaires nettement délimitées. Dans le cytoplasma de ces cellules, on dissociera de fines granulations basophiles, à halo clair les isolant ; elles sont en petit nombre, parfois groupées en diplosomes, le plus souvent libres; si leur réunion s'opère, elle se fait par la vacuole, la granulation garde son individualité. Par rapport au noyau elles sont anté au post-nucléaires, quelquefois latérales, mais toujours à une distance faible de cet élément, lorsqu'il s'agit de cellules jeunes. Dans les cellules âgées, elles s'éloignent du noyau et se confondent insensiblement avec les granulations éosinophiles qui constituent le venin. Ces granulations primitives, basophiles, correspondent aux grains de *vénogène*; elles sont d'origine nucléaire. On en aura la démonstration par l'étude d'une glande faradisée pendant quinze minutes; après cette expérience, l'étude du noyau, sur des préparations fixées au sublimé et colorées par le triacide, décèle les faits suivants: turgor nucléaire (les noyaux mesurent de 7 à 8 μ; le turgor est donc ici de 2 μ), antéropulsion, multiplication de noyaux, on en trouve deux, trois et quatre dans une même cellule; condensation

du protoplasma basal (fig. 22), disposition concentrique des grains de chromatine par rapport à la membrane nucléaire; application de quelques-uns de ceux-ci sur la face interne de cette formation, apparition de grains fuchsinophiles périnucléaires les uns internes, d'autres externes à la membrane (fig. 16, 21, 25). Autour du nucléole, il existe une zone claire rosée (par la safranine); la disposition concentrique de caryosomes sur cette zone rappelle les états de structure décrits par Eimer (fig. 21, 22). En dehors de l'exode des grains, ceux-ci peuvent également se dissoudre dans le caryoplasma et diffuser avec le suc nucléaire; il n'y a pas formation de filaments basaux bien caractérisés; je n'ai pu mettre en évidence que de très grêles bâtonnets post-nucléaires, fuchsinophiles, peu nombreux, et assimilables à l'ergastoplasma. Leur présence n'est pas constante. Simultanément à ces différents actes d'élaboration, le nucléole présente une disparition de sa substance basophile périphérique, cette disparition est postérieure à la formation d'une épaisse membrane basophile, périnucléolaire (fig. 29-35). Le nucléole peut se diviser (fig. 34), émettre dans le caryoplasma des sphérules (fig. 35), se pulvériser (fig. 8), passer enfin totalement ou partiellement dans le cytoplasma et y constituer un ou des pyrénosomes. Ces derniers se dissocient en grains éosinophiles.

En dehors des granulations oxyphiles de venin, des gouttelettes de sécrétion et des grains de vénogène, il faut encore signaler la présence d'enclaves cytoplasmiques de formes variables, généralement ovoïdes, à granulations internes fixant les pigments nucléaires. Ces enclaves représentent des éléments figurés du sang, comme il est facile de s'en assurer par comparaison avec ceux-ci (fig. 27-28). Ces corpuscules pénètrent en grand nombre dans les glandes faradisées, ils peuvent être réunis par familles de deux ou trois, ou former même de véritables tribus (fig. 33).

Cellules du canal excréteur. — Elles ne participent pas à la sécrétion du venin. Elles sont cylindriques, hautes, à

noyaux ovoïdes, allongés suivant le grand axe de la cellule. Elles sont protégées par une épaisse cuticule. Le noyau possède un nucléole à l'ordinaire occupant un des pôles, le cytoplasma est granuleux. Dans ces cellules on caractérise, par le bleu de Unna, de volumineux filaments ergastoplasmiques, disposés parallèlement les uns aux autres, sans s'enchevêtrer en aucune sorte. Ces cellules reposent sur une vitrée épaisse à noyaux longs et étroits, riches en chromatine.

La présence de filaments basaux nous indique que ces cellules sont glandulaires, mais à titre différent des précédentes. Leur produit de sécrétion doit être utilisé sur place à la formation de l'épaisse cuticule, dont l'architecture est complexe.

En résumé, chez le Scorpion, la cellule à venin laisse différencier un protoplasma à grains oxyphiles de venin élaboré. Ces granulations oxyphiles sont dues à l'élaboration cytoplasmique. Le noyau intervient directement dans la sécrétion par émission de grains cyanophiles et fuchsinophiles. Entre les grains cyanophiles et fuchsinophiles (grains de vénogène) et les grains oxyphiles (grains de venin), il n'y a pas de rapport immédiat. L'élaboration nucléaire précède l'élaboration cytoplasmique, elle fournit au cytoplasma les éléments nécessaires à l'élaboration du grain de venin. Le nombre des grains de vénogène est toujours très inférieur à celui des grains de venin. Dans les glandes excitées par faradisation, on caractérise une diapédèse leucocytaire abondante. Les cellules du canal excréteur ne participent pas à la sécrétion du venin.

§ 7. — L'élaboration du venin chez la *Scolopendra morsitans* Linné.

Après l'étude si minutieuse que Duboscq a récemment faite de cet organe, il eût été hasardeux de reprendre en tous points les phénomènes cytologiques d'où resultent, dans ces cellules, la formation du venin. Je m'en suis donc écarté tout

d'abord, et, si j'ai été amené à m'occuper de la glande à venin de la Scolopendre, ce fut dans le désir de vérifier l'hypothèse, donnée d'ailleurs sous toutes réserves par Duboscq, de la possibilité d'une communication du noyau avec le cytoplasma, par une sorte d'appareil différencié : « Il n'y a pas de zone hyaline autour du noyau. Toutefois je crois voir d'une façon constante, je ne dirai pas un canal réel, mais un trajet hyalin en forme d'entonnoir, allant du noyau à travers le cytoplasma jusqu'à la zone où il n'y a plus de réseau chromatique et seulement du venin accumulé... », on conçoit toute l'importance de cette remarque (*).

Cellule après fixation au liquide de Bouin. — Dans une cellule à venin de *Scolopendra morsitans*, le *noyau* (7 à 8 μ) est sphérique, il occupe la partie basale. Il est limité par une membrane à peine différenciée, fixant mal les colorants nucléaires. Dans le noyau à l'état quiescent, on trouve souvent au pôle antérieur un gros nucléole (2 à 3 μ). Dans la coloration hématoxyline Delafield-éosine, ce nucléole absorbe l'éosine; il se montre constitué par une substance amorphe, centrale, vacuolaire, entourée d'une coque absorbant l'hématoxyline; sur la périphérie externe de cette coque, on distingue quelquefois des granulations chromatiques. Après coloration à l'hématéine-orange G, le centre du nucléole absorbe comme précédemment la substance acide; mais on pourra découvrir par cette technique quelques grains intranucléolaires en petit nombre : 1, 2, 3 granulations. Autour du nucléole se trouve un halo clair de substance réfringente bleu violacé, presque incolore; dans le caryoplasma, la chromatine est répartie en grains concentriques (fig. 23); c'est là le minimum de complexité morphologique que j'ai trouvé. Je puis donc penser qu'un noyau répondant à ces caractères est le noyau à l'état de repos apparent.

(*) On sait le développement que les travaux récents de *Holmgreen* ont donné à cette question des canalicules intracellulaires. Je ne puis ici qu'en faire mention, renvoyant à l'index bibliographique, pour les publications concernant le trophospongium (Voy. *Holmgreen* et *Const. Saint-Hilaire* [2]).

Un tel état structural du noyau coïncide du reste avec cet état du corps cellulaire que l'on est aujourd'hui convenu d'appeler : état de repos ou de maturité. Cette phase de la vie de la cellule est caractérisée par l'agglomération de matériel sécrété, prêt à être excrété au premier appel, dans son état actuel ou sous une forme différente. Ce dernier cas comportera par exemple la dissolution des grains de sécrétion et sera le témoin des phénomènes physico-chimiques qui répondent à l'excitation d'excrétion.

Le *noyau* est entouré par un protoplasma granuleux, condensé ; par l'hématoxyline au fer-éosine il prend une teinte rouge brun. Il n'est pas en contact immédiat avec le noyau dans les éléments actifs. Contre le noyau et dans le cytoplasma basal et antérieur, on trouvera des grains éosinophiles ou hématéinophiles. Enfin, on peut mettre en évidence des formations paranucléaires ovoïdes ou sphériques, éosinophiles, amorphes ou formées d'un substratum granuleux.

Cellule après fixation au sublimé acétique. — On confirme les faits révélés par le liquide de Bouin. La zone basale cytoplasmique est toutefois moins empâtée qu'avec ce dernier fixateur ; elle est plus finement granuleuse et montre les formations suivantes : à côté des noyaux à nucléole solitaire, on remarque un assez grand nombre de noyaux binucléolés ; les deux nucléoles sont d'égal ou d'inégal diamètre, apposés chacun à un pôle du noyau, ou sur un rayon quelconque de la sphère, l'un des nucléoles étant central. A côté de ces noyaux binucléolés, il en est d'autres enfin pourvus d'un nucléole solitaire dont le volume est double du nucléole au repos. Quelle est la valeur de ces deux formations ? Peut-on les distinguer chromatiquement ? Jusqu'ici mes descriptions coïncident exactement avec celles de Duboscq, l'interprétation des faits seule sera différente. Pour Duboscq, l'un des nucléoles qu'il appelle « nucléole de venin » se colore en pourpre par l'éosine ; il paraît homogène et une atmosphère hyaline le sépare du réseau chromatique (plasmosome) ; à la place du « nucléole de venin, il peut se trouver un corpus-

cule homogène plus ou moins gros, se teignant en rouge vif par l'éosine, ou bien il y a plusieurs corpuscules pareils, ou bien ces corpuscules sont eux-mêmes compris dans un corpuscule de même matière... » Tous ces faits sont exacts, mais quelle origine attribuer à ce ou ces corpuscules éosinophiles, doués d'une telle importance, c'est-à-dire destinés au travail spécial de sécrétion de la substance toxique, leur faisant mériter le nom de « nucléoles à venin ». Peuvent-ils représenter une différenciation de la chromatine? Dans cet exemple particulier, je ne le pense pas. Pour Duboscq, dans l'élaboration du venin, *le nucléole vrai ne change pas* et le nucléole à venin lui paraît être une différenciation de la chromatine. D'après cet auteur encore, le nombre des corpuscules éosinophiles peut être assez élevé pour que le noyau en soit rempli; il n'y a plus alors trace de chromatine. Sur certaines cellules, Duboscq a pu surprendre ces grains éosinophiles sortant du noyau en *refoulant la membrane*. Les granulations éosinophiles correspondraient donc, par l'origine que leur assigne l'auteur et par leur destinée, à ce que j'appelle : grains de vénogène.

Or, pour les raisons que je vais exposer, je ne crois pas que le granulum éosinophile de Duboscq soit en totalité une différenciation de la chromatine et par conséquent l'homologue des grains de vénogène. Je crois plutôt que l'on se trouve en présence de l'émission dans le caryoplasma, sous forme granuleuse, d'une portion de la substance acidophile du nucléole plasmatique. Le nucléole peut, en effet, comme je l'ai dit déjà, se diviser en deux nucléoles fils, de structure semblable, avec coque périphérique basophile. L'un de ces nucléoles peut se pulvériser et les grains devenir libres ; ou bien sa substance centrale se rétracte en granulations enfermées par un cercle hématéinophile et l'on a les formations chromatiques, safranophiles ou éosinophiles, signalées par Duboscq et dont j'ai vérifié la présence (*). Mais, je ne les ai

(*) Voy. les figures données par Duboscq.

jamais rencontrées en aussi grand nombre que l'affirme cet auteur. Sur des préparations au vert de méthyle-fuchsine ou à l'hématéine-safranine, les caryosomes ne présentant plus d'affinité pour le vert de méthyle sont en très petit nombre; le caryoplasme présente au contraire souvent une imprégnation diffuse par le colorant employé (fuchsine ou safranine). En effet, chez la Scolopendre, l'élaboration endonucléaire du vénogène subit une accélération, et c'est principalement sous forme soluble qu'il est excrété dans le protoplasma périnucléaire où il édifie les masses volumineuses de *vénogène ergastoplasmique* fuchsinophile et cyanophile (coloration au bleu de Unna-éosine), qui sont tout à fait caractéristiques de la cellule dont il s'agit.

Ici donc, le processus élaboratoire à peine manifesté dans les exemples précédents, par l'existence de rares et très grêles filaments basaux, existe dans toute son ampleur. Avant de décrire ces formations dans les noyaux au même stade, je dois signaler une particularité qui a été mise en évidence par le sublimé acétique. C'est la présence de filaments chromatiques, allant de la périphérie de la zone de diffusion nucléolaire jusqu'à la membrane nucléaire en traversant le caryoplasma.

On obtient assez exactement l'impression d'un iris (fig. 24; cette formation a été exagérée par le dessinateur, les filaments dont il est question sont en effet très réfringents et moins visibles). Je signale seulement cette particularité, n'ayant pu parvenir à lui reconnaître aucun rôle, peut-être est-ce un artefact, peut-être aussi la démonstration d'une communication nucléaire avec le cytoplasma ou de courants chromatiques parallèles. A côté de ce détail, il est une formation beaucoup plus grossière à différencier et consistant en une abondante masse ergastoplasmique.

L'ergastoplasma est en grosses mottes chromatophiles (fig. 24), englobant le noyau totalement; ces mottes volumineuses sont surtout basales; vers la partie antérieure du noyau, on a affaire à de plus fines granulations; en d'autres

cas, ces formations sont seulement basales et unilatérales; souvent elles affectent la forme de bâtonnets courts, épais, trapus, arrondis à leurs extrémités et juxtaposés obliquement; d'autres fois elles peuvent être punctiformes; souvent aussi — et surtout celles déjà éloignées du noyau, individualisées — elles ont une forme de larmes ou de biscuits entourés d'une zone hyaline que la safranine colore en rose. Dans les mêmes préparations, on surprend le passage des grains de vénogène cyanophiles et celui des nucléoles éosinophiles devenus pyrénosomes. A ce stade, le caryoplasma est constitué par un précipité finement granuleux, acidophile (éosinophile dans la coloration bleu de Unna-éosine; coloré en vert dans la coloration safranine-lichtgrün; de couleur jaune clair dans la coloration hématéine-orange, dans laquelle on ne rencontre que de très rares grains de chromatine. Le nucléole y persiste toujours par une partie de sa substance. Dans les mêmes figures, j'ai constaté des cinèses et aussi la pénétration intracytoplasmique d'éléments figurés du sang, à contenu granuleux, acidophile, que l'on retrouve en différents états de nécrose, à toutes les hauteurs de la cellule (Pl. I, fig. 24 et 39).

Lorsqu'on examine des glandes en fonctionnement expérimental actif obtenu par faradisation, fixées dans le réactif de Lindsay et dans le sublimé acétique, on remarque les faits suivants. La description qui suit est rédigée d'après des coupes traitées au liquide de Lindsay et colorées à la safranine-lichtgrün.

Le *noyau* a subi un léger turgor (il mesure de 9 à 10 μ, le tugor est donc dans ce cas égal à 2 μ) et un mouvement d'antéropulsion, il est débarrassé de sa gangue ergastoplasmique (fig. 39); la membrane est à peine dissociable du cytoplasma voisin, elle ne présente aucune solution de continuité, elle est acidophile; le caryoplasma est granuleux, acidophile; on y trouve quelques grains de chromatine et *un ou deux nucléoles* dont voici les caractères : 1° noyau à *nucléole solitaire*; ce dernier est sphérique ou polygonal, composé de trois ou quatre

strates de substances d'affinités chromatiques différentes ; au centre de cet élément, on verra souvent une vacuole dont les contours sont polygonaux ou sphériques, comme ceux du nucléole auquel elle appartient ; 2° s'il y a *plusieurs nucléoles*, le plus volumineux répond au nucléole solitaire, le second est bien le nucléole fils tel que nous avons appris à le reconnaître (fig. 31, 32, 37 et 39). On trouve aussi souvent des nucléoles piriformes, dont la pointe est appliquée contre la membrane nucléaire. Ces nucléoles sont prêts à sortir du noyau.

Je crois donc pouvoir dire : il n'y a pas lieu de distinguer dans la cellule à venin de la Scolopendre un nucléole spécial de la sécrétion du venin, existant comme différenciation de la chromatine. Dans cette cellule comme dans toutes les cellules glandulaires d'espèces différentes que j'ai eu occasion d'examiner, le nucléole plasmatique est le lieu d'origine, grâce à son activité propre ou peut-être à des phénomènes de dégénérescence non encore élucidés, des prétendus nucléoles de sécrétion, etc.

C'est sur les préparations précédentes que j'ai pu me rendre compte du fait de structure qui avait provoqué mes recherches, savoir : l'existence d'un canal de communication entre le noyau et le corps cellulaire apical.

J'ai vu en effet et figuré (Pl. I, fig. 23) une sorte d'appareil, analogue à un entonnoir dont la base recouvrait le noyau, la douille s'étendant à travers le cytoplasma ; mais j'ai vu une unique cellule présentant ce phénomène et encore ne suis-je pas sûr que ce ne soit un artefact. Dans toutes les autres, soit qu'il s'agisse de noyaux à l'état quiescent, de noyaux en élaboration ou de noyaux faradisés, on trouve une zone hyaline, antérieure, conique, embrassant le noyau jusqu'au diamètre transversal et pouvant émettre dans le cytoplasma quelques fins tractus de pénétration. C'est, je crois, la zone de diffusion caryoplasmique déjà signalée.

En résumé, l'élaboration du venin, dans les cellules de la Scolopendre, est soumise à deux phases :

1° *Une phase d'élaboration nucléaire* donnant lieu à l'exode

du noyau dans le cytoplasma, de grains cyanophiles et fuchsinopiles, qui sont les grains de vénogène. L'apport de la substance à réactions chromatiques nucléaires : ou vénogène, nécessaire à l'élaboration du venin, se manifeste chez la Scolopendre principalement sous forme ergastoplasmique.

Il y a lieu de penser que, sous une influence accélératrice inconnue, le plus grand nombre des granulations de chromatine différenciée se dissolvent dans le caryoplasma, et donnent lieu à ce vénogène soluble qui, une fois exosmosé, constitue le *vénogène ergastoplasmique*. Le vénogène ergastoplasmique se pulvérise en granulations mates disparaissant ultérieurement. Dans la zone ergastoplasmique, on rencontre des grains de venin éosinophiles. L'élaboration du venin est ici spécialement localisée dans le protoplasma périnucléaire. La granulation de vénogène et le grain de venin ne sont pas les deux stades extrêmes de l'évolution d'un même grain, mais au contraire des individus différents.

2° *Une phase d'élaboration cytoplasmique*, principalement localisée dans le protoplasma périnucléaire. Elle donne lieu à la formation de grains oxyphiles de venin;

3° *Le nucléole peut émettre dans le caryoplasma* des sphérules acidophiles, destinées à être expulsées dans le cytoplasma. Il peut passer *in toto* dans le cytoplasma et s'y pulvériser en grains oxyphiles, semblables aux grains de venin auxquels il se mélange.

4° On ne rencontre pas de granulations de venin dans le canal excréteur.

CHAPITRE II

L'ÉLABORATION DU ZYMOGÈNE PEPTIQUE

§ 1. — Chez la *Vipera berus* L.

Les glandes gastriques de la Vipère appartiennent au type muco-peptique de Renaut. Dans cette étude, comme dans celles qui suivent, je n'envisagerai toujours que les

cellules à contenu granuleux ; cellules dites : « cellules granuleuses du fond », ou encore « cellules à zymogène ».

1° *Cellules granuleuses chez l'embryon.* — Au moment de la naissance, les cellules du fond sont quadrangulaires, basses, à *noyau* volumineux (6 μ), occupant la moitié, quelquefois les deux tiers du corps cellulaire. Ce noyau est sphérique ou ellipsoïdal, tangent à la basale par une large surface dans le premier cas, par un sommet de l'ellipse dans le second, — le grand axe de celle-ci étant parallèle à l'axe vertical de la cellule ou formant avec lui un angle très aigu. — Rarement on observe des noyaux elliptiques, reposant sur leur grand axe. A l'examen de préparations, fixées au sublimé acétique et colorées par l'hématoxyline au fer, suivie du mélange de Benda ou du vert-lumière, on trouve des noyaux, d'ailleurs en petit nombre, englobés dans une couronne d'ergastoplasma. Ce sont là des noyaux en stade d'élaboration que caractérisent encore : 1° un *nucléole* entouré d'un halo clair, à la périphérie duquel sont de fines granulations sidérophiles, isolées ou en plages ; 2° des masses de chromatine, semblant faire corps avec la membrane nucléaire et prêtes à être expulsées dans le cytoplasma ; 3° un réseau chromatique fragmenté. Sur les mêmes préparations, après l'hématoxyline au fer-orange G, le nucléole, central ou périphérique, contigu au réseau se laisse facilement définir des granulations nodales ou intracaryoplasmiques libres. Le *cytoplasma* présente trois sortes de granulations : les unes petites, serrées, remplissent à peu près totalement la cellule, elles prennent les colorants plasmatiques. Les secondes, beaucoup plus volumineuses, réparties à l'extrémité apicale, en deux ou trois lignes horizontales, séparées les unes des autres par une bande étroite d'hyaloplasma, fixent parfois certains colorants basiques, elles sont sidérophiles et safranophiles, mais elles se colorent, dans la double coloration safranine-lichtgrün, par le colorant acide. Le meilleur moyen de différencier ces granulations consiste à surcolorer les coupes par le bleu de

Unna; on décolore progressivement par une solution de gaïacol dans l'alcool absolu, en proportions : gaïacol 1, alcool 9. Dans la cellule ainsi traitée, la membrane nucléaire, l'ergastoplasma, les grains de chromatine et le nucléole, les granulations périnucléaires ont une coloration bleu violet; les granulations cytoplasmiques ont une coloration verte. Sur les préparations fixées au liquide de Bouin (chromo-acéto-picrique), ces granulations absorbent avec intensité l'acide picrique du réactif. L'acide osmique les brunit.

La troisième espèce de granulations qu'il y a lieu de considérer, consiste en un petit nombre de grains, plus petits en général que les grains apicaux, colorés en bleu foncé par le bleu de Unna et dont le territoire très limité se trouve dans une zone cytoplasmique en contiguïté directe avec le noyau. Un très grand nombre de ces granulations sont adhérentes avec la membrane nucléaire; dans aucun exemple je n'ai remarqué d'images d'effraction.

Sur des pièces *fixées au liquide de Bouin*, le *noyau* présente en certains cas, à son extrémité antérieure, une coiffe hyaline, semi-lunaire ou en croissant, à contours définis ou envoyant dans le cytoplasma des rayons de pénétration. J'ai eu occasion de définir déjà cette zone de diffusion caryoplasmique. Sur des préparations colorées à la fuchsine-hématéine-Benda, le nucléole présente la structure suivante : c'est une petite masse de substance hyaline, acidophile, colorée en rose dans le cas actuel; limitée par une substance hématéinophile sur le pourtour de laquelle sont des grains de chromatine. Je n'ai pas distingué, dans mes préparations, de grains intranucléolaires; en plusieurs cas, j'ai pu noter dans le noyau des massettes fuchsinophiles, se colorant comme la substance acidophile du nucléole et qui semblent des exsudations de cette substance, comme le prouvent l'existence de vacuoles juxtanucléolaires. La membrane nucléaire absorbe l'hématéine; elle est quelquefois épaissie par l'existence d'une gangue de substance basophile, surtout marquée au pôle postérieur et englobant

celui-ci, comme un chaton enserre la perle d'une bague. Certains noyaux se colorent uniformément par la fuchsine : la chromatine s'y trouve à l'état diffus. Dans le cytoplasma, le mélange safranine-Benda colore en rouge les granulations de troisième ordre ; quelquefois des stries violacées se montrent à leur périphérie. Dans un certain nombre de cellules, il m'a été impossible de mettre en évidence aucune sorte de granulation, soit que la transformation en zymase ait eu lieu, soit que les grains n'aient pas été fixés dans leur forme par le réactif employé.

Dans la coloration au triacide d'Ehrlich, les granulations périnucléaires et les filaments ergastoplasmiques se colorent en rouge vif, les granulations de deuxième ordre en rose orangé, en orangé avec des pièces fixées au liquide de Zenker.

2° *Cellules granuleuses chez l'adulte.*

a. *Chez l'animal à jeun. — Sacrifié en pleine période d'hibernation, après une privation prolongée de nourriture : septembre 1901 à mai 1902.*

Ici les cellules sont hautes, cylindriques. Les épithéliums opposés, presque en contact, ne laissent entre eux qu'une lumière très étroite ; ou bien au contraire les cellules sont ovales, la lumière est bien visible et vide de produits excrétés. Sur des préparations au lindsay-magenta-lichtgrün, on distingue dans la cellule glandulaire trois zones : 1° tout contre la lumière, sont deux ou trois rangées de petites granulations acidophiles. Immédiatement au-dessous d'elles ; 2° une zone claire, homogène, très finement granuleuse, et enfin, 3° des granulations périnucléaires, en très grand nombre, quelquefois appliquées contre la membrane nucléaire, le plus généralement séparées d'elles par un espace clair sans éléments figurés. Chaque granulation est isolée du cytoplasma par un petit cercle hyalin incolore. Ces granulations sont colorées par le rouge-Magenta, la safranine, l'hématoxyline au fer ; elles donnent les réactions de la nucléine, et, comme les granulations périnucléaires des cel-

lules de l'embryon, elles se colorent en bleu foncé par le bleu polychrome. Les granulations de la zone apicale étant colorées en vert.

Le *noyau* est petit (5 μ), sphérique, irrégulier, éloigné de la basale, il repose quelquefois sur de grosses masses safranophiles, à membrane nucléaire épaisse, ponctuée intérieurement par des grains chromatiques appliqués à sa surface. La chromatine est réduite. Le *nucléole*, petit, excentrique, est défini sur des préparations au bleu de Unna-éosine par une matière amorphe éosinophile, une coque limitante basophile et des grains externes basophiles périphériques.

b. *Cellules granuleuses après injection de pilocarpine. — Injection de 0gr,04 de chlorhydrate de pilocarpine dans la cavité péritonéale. Sacrifice un quart d'heure après l'injection.*

La cellule et le noyau (7 μ) sont turgescents ; ce dernier a subi un mouvement visible d'antéropulsion ; la membrane *nucléaire est intacte*, à réactions chromatiques amphophiles ; la régression chromatinienne est accentuée.

Les grains de cette substance ont subi une poussée centrifuge, ils sont petits, isolés, quelquefois agglutinés aux deux pôles du nucléole elliptique. Ce dernier n'a pas diminué de volume, mais on découvre dans le caryoplasma des boules éosinophiles, petites, homogènes ou à granulation basophile centrale. Je n'ai pas observé de filaments basaux. Dans le corps cellulaire, les grains sont homogènes, plasmatiques. Dans la lumière, le produit excrété est amorphe, sans structure granuleuse.

c. *Même expérience que précédemment. Sacrifice de l'animal trois quarts d'heure après l'injection de la pilocarpine.*

α. *Coloration à l'hématéine-fuchsine-lichtgrün* (*). — Le

(*) On colore fortement par l'hématéine à saturation dans l'eau ou encore par une solution d'hématoxyline-Delafield alunée (une vieille solution est préférable); on lave pendant une à deux heures; on différencie par l'alcool chlorhydrique (alcool à 70° : 1000 centimètres cubes — HCl, XXXIII gouttes), on lave encore la lame ; on la plonge dans une solution à 1 p. 100 de rouge-magenta dans l'eau phéniquée à 5 p. 100 d'acide ; on

noyau est turgescent (7 à 8 μ). On distingue des filaments ergastoplasmiques, peu nombreux, rectilignes. Plusieurs sont contigus à la membrane nucléaire. Ces filaments absorbent l'hématéine, plusieurs ont un aspect moniliforme. Dans la zone périnucléaire, on observe des grains fuchsinophiles ovoïdes, certains d'entre eux sont disposés en séries linéaires, ils paraissent provenir de la dislocation des filaments basaux moniliformes. Dans le *noyau*, le nucléole est fuchsinophile, sans coque hématéinophile ; on différencie des grains hématéinophiles reliés par le réseau, et des granulations fuchsinophiles, ovoïdes, lenticulaires, aplaties contre la périphérie interne de la membrane. De semblables corpuscules fuchsinophiles sont extérieurement tangents à la membrane ; ils sont en petit nombre. Le corps cellulaire contient à la partie apicale de grosses granulations (1 μ à 1μ,5 colorées en vert brillant. (Fixation au liquide de Zenker.)

β. *Coloration au triacide d'Ehrlich.* — Les granulations basales et périnucléaires sont fuchsinophiles. Les grains apicaux sont colorés en rose orangé (fixation au sublimé acétique), en orange (fixation au liquide de Zenker). Les filaments ergastoplasmiques sont fuchsinophiles. Dans le noyau, les grains de chromatine chlorophile sont en très peti i nombre.

γ. *Coloration au bleu de Unna, employé seul.* — Les filaments ergastoplasmiques, les granulations para et post nucléaires sont colorées en bleu foncé, les grains apicaux sont colorés en vert. J'insiste sur cette métachromasie spéciale des granulations de zymogène (grains de prozymase).

Résumé. — 1° La formation des grains de ferment a lieu déjà dans les cellules de l'embryon, avant qu'aucun élément nutritif ait été introduit dans le tube digestif ; on peut donc dire que la formation des grains de zymogène, dans les cellules gastriques de la Vipère, est complètement

colore pendant cinq à six heures. On différencie par le lichtgrün en solution aqueuse à 1 p. 100. On passera rapidement dans les alcools qui s'emparent du magenta ; xylol, puis baume.

indépendante de toute action réflexe ou mécanique, et se produit même lorsque le tube digestif a été laissé dans un état de repos absolu, par privation prolongée d'aliments.

2° On distingue dans la cellule gastrique, en outre des granulations propres du cytoplasma, deux sortes de grains : *a*) les grains périnucléaires, fuchsinophiles, cyanophiles, non colorés par le vert de méthyle, safranophiles. C'est à ces granulations, représentant une des formes sous lesquelles la chromatine intervient dans l'élaboration du produit de sécrétion, que je réserve le nom de grains de *caryozymogène* ; *b*) des granulations oxyphiles, remplissant la zone externe de la cellule, d'un volume un peu plus considérable que celui des grains de caryozymogène. Elles constituent les grains de zymogène, pepsinogène, propepsine des classiques, les grains de ségrégation de Cade, je leur appliquerai le nom de grains de *prozymase*. Ces grains sont colorés en brun par l'acide osmique ;

3° Dans l'élaboration des grains de sécrétion, il y a lieu de reconnaître deux phases :

a. *Une phase nucléaire*, donnant lieu à la formation des grains de caryozymogène. La participation du noyau à cette élaboration est rendue évidente par la régression de la teneur de cet élément en chromatine. Le caryozymogène (prozymogène de certains auteurs) est excrété sous forme de grains, par un mécanisme analogue à celui invoqué pour le grain de vénogène, et sous forme soluble, secondairement figurée. L'ergastoplasma est la manifestation spéciale de cette seconde forme. Les filaments ergastoplasmiques se réduisent parfois en granulations de caryozymogène qui perdent leurs affinités chromatiques et disparaissent.

Le *caryozymogène granuleux*, et le *caryozymogène ergastoplasmique* sont l'expression de l'intervention nucléaire dans la sécrétion ; ils ne constituent pas le ferment, mais représentent l'apport d'éléments nécessaires à l'élaboration du grain de prozymase.

b. *Une phase cytoplasmique*, qui succède à l'excrétion nu-

cléaire et pendant laquelle le cytoplasma élabore les grains oxyphiles de prozymase. La prozymase ne paraît pas être excrétée sous forme granuleuse. L'élaboration cytoplasmique est surtout active dans la zone périnucléaire.

4° Entre le grain de caryozymogène et le grain de prozymase, il n'y a pas de continuité. Le cycle d'évolution du grain de caryozymogène est achevé par son exode dans le cytoplasma. Le grain de prozymase est une unité résultant du travail élaborateur du cytoplasma, chargé de chromatine ; il ne dérive pas directement de la granulation de caryozymogène, ni du caryozymogène ergastoplasmique.

§ 2. — Chez les *Lacerta viridis* Gesn. et *muralis* Laur.

1° *Cellule granuleuse chez l'embryon de Lacerta viridis.* — Le tube digestif a été fixé au liquide de Bouin, au moment même où l'animal sortait de l'œuf. Les cellules du fond sont cubiques, légèrement arrondies à leur extrémité apicale. Elles sont nettement limitées et présentent un *noyau* petit (5 μ), sphérique, très régulier et tangent à la basale ; sur des coupes colorées au violet de gentiane et à l'orange G, le noyau présente une membrane épaisse colorée en violet clair, un gros nucléole, sans position fixe, dont le centre absorbe l'orange ou se colore en violet, suivant le temps de décoloration, et dont la périphérie se colore en pourpre. Sur cette membrane périphérique, on dissocie plusieurs grosses granulations, partiellement enclavées dans la membrane, partiellement dans le caryoplasma, et dont la contiguïté avec le réseau contribue à donner au nucléole l'aspect polygonal connu. Il est quelquefois impossible de définir une structure au nucléole ; celui-ci, ayant absorbé intensivement le pigment, n'est plus qu'une masse homogène teintée par le violet ; enveloppant tout le système nucléolaire, on peut distinguer une atmosphère hyaline sans contours arrêtés, se confondant progressivement avec le caryoplasma. A côté de ces noyaux à gros nucléole unique, le violet de gentiane

permet de reconnaître, dans d'autres éléments, des masses gentianophiles, dont le volume peut égaler celui du nucléole plasmatique, et se trouver avec lui sur un même diamètre, ou au contraire être périphérique jusqu'à faire corps avec le contour interne de la membrane.

Ces massettes, à réaction chromatique nucléolaire, peuvent être en plus grand nombre, isolées, ou groupées en plages. Le violet de gentiane révèle encore une croûte de substance basophile à la base d'un grand nombre de noyaux.

Sur des préparations colorées au magenta-lichtgrün, autour de chaque massette chromatique, on distingue une couronne hyaline ; de plus, le nucléole plasmatique peut être lui-même dissocié en plusieurs grosses granulations, englobées dans la zone hyaline et séparées par des tractus de substance périphérique. Le réseau de chromatine est défini et indique un noyau riche en granulations.

J'ai constaté une sorte de corpuscule antéparanucléaire de volume variable, quelquefois moitié de celui du noyau et en relation avec une petite encoche ou une dépression de la membrane nucléaire. Ce corpuscule se colore par les colorants nucléaires. Il m'apparaît comme homologable au pyrénosome.

Sur des préparations colorées à l'hématoxyline ferrique-éosine, le caryoplasma paraît souvent vacuolisé, les vacuoles petites, incolores, contiennent ou non une granulation ; dans le *cytoplasma*, on peut mettre en évidence, le contact avec le bleu de Unna étant soutenu cinq à six heures, de fines granulations cyanophiles paranucléaires, de grosses granulations éosinophiles et, à l'extrémité apicale, des granulations d'affinité chromatique variable ; les grains de prozymase sont incomplètement fixés par le réactif de Bouin. Le noyau est riche en grains nodaux de chromatine hématéinophile.

2° *Cellules granuleuses du Lacerta muralis adulte.* — *α. Cellule chez un animal à jeun depuis cinq jours.* — Les cellules granuleuses sont larges, quelquefois coniques, les limites cellulaires latérales et apicales, quoique très minces,

sont bien nettes, quelquefois les limites latérales sont légèrement convexes. Le *noyau*, petit (5 μ), elliptique ou sphérique, basal, n'occupe pas le plan médian de la cellule ; il est de préférence situé latéralement, adossé, par un de ses pôles, dans une concavité pariétale, l'autre reposant sur la vitrée. Le *cytoplasma* est très finement granuleux, éosinophile après le bleu de Unna-éosine; les granulations de prozymase ne forment pas de travées horizontales, mais sont plutôt facilement dissociables en lignes verticales ou légèrement sinueuses. Chaque grain est entouré d'une atmosphère hyaline, lorsque les granules sont suffisamment rapprochées, il s'ensuit une apparence de chaîne de streptocoques ; si ces grains sont réunis par paires, ils forment un diplosome. Dans la lumière, aucun produit de sécrétion.

Noyau. — Dans les mêmes préparations, il présente une fine membrane violacée et un gros nucléole central (1μ,5). La masse nucléaire peut sembler empâtée dans une gangue de caryozymogène ergastoplasmique, fixant le bleu de Unna ; dans le caryoplasma incolore, au milieu des grains de chromatine peu nombreux, on rencontre de petites vacuoles colorées en vert clair.

Formations ergastoplasmiques. — Elles revêtent les apparences les plus variées : ménisques juxtanucléaires, anneaux, mottes chromatiques à coupe elliptique situées sur les extrémités d'une même corde du cercle ; troncs de cône coiffant le pôle supérieur, cupules post-nucléaires, masses chromatiques volumineuses superposées les unes aux autres. Elles semblent, suivant leur position post ou anté, soulever le noyau ou l'écraser ; ce sont toujours des formes trapues, rarement filamenteuses ; ces dernières, lorsqu'on les rencontre, ne sont pas juxta-nucléaires et latérales et sont réduites à deux ou trois courbes épaisses, parallèles, sans rapports entre elles. Outre ces formations colorées en bleu foncé par le bleu de Unna, on trouve d'autres corps figurés plus petits, sphériques, métachromatiques, souvent entourés d'une zone hyaline. Étudiées à un fort grossissement, les

granulations de caryozymogène et les formations ergastoplasmiques montrent tous les passages de l'une à l'autre; l'ergastoplasma se dissocie en grains sphériques. Au contact du caryozymogène ergastoplasmique, on peut trouver des grains de prozymase éosinophiles. Ces grains ne dérivent pas du caryozymogène directement. On conçoit que les granulations de prozymase soient assez abondantes dans ce protoplasma basal, en relation immédiate avec les produits de diffusion nucléaire. Les grains de prozymase formés dans la zone basale s'en éloignent et se condensent au pôle apical.

L'apparition des formations ergastoplasmiques, dans les préparations qui m'ont servi à cette étude, coïncidaient avec la *pauvreté chromatinienne du noyau.* Cet exemple montre bien encore que, même chez des animaux à jeun, la cellule peut être en repos excrétoire et la sécrétion nucléaire persister.

Des préparations, colorées à l'hématoxyline-fuschine-lichtgrün, en même temps qu'elles caractérisent le nucléole comme formé d'une substance amorphe fuchsinophile, limitée par une couronne sidérophile, montrent le cytoplasma susceptible de prendre une structure feuilletée, c'est-à-dire alternativement composée de bandes sombres et claires, divergeant du noyau comme centre jusqu'à l'extrémité apicale, ces figures étant dissociées en granules en voie de disparition. La même technique isole dans le cytoplasma de grosses masses sphériques ou bâtonnets, rares d'ailleurs, colorables par la fuchsine; ces formations coexistent avec des noyaux à nucléole solitaire ou nucléoles multiples; leur position est une indication d'origine nucléaire.

β. *Cellule après pilocarpinisation. Injection de 2 centigrammes de chlorhydrate de pilocarpine dans le péritoine. Sacrifice un quart d'heure après l'injection.* — Les préparations qui correspondent à cette expérience renseignent sur les points particuliers suivants : le noyau est un peu élevé au-dessus de la basale ; il a augmenté de volume (6 μ), il est

vésiculeux, les grains de prozymase se teignent légèrement en gris par l'hématoxyline au fer, ils sont fortement teintés par l'orange G ou l'éosine, ils sont abondants. On ne rencontre plus de grains de caryozymogène périnucléaires. Sur des préparations colorées au violet de gentiane, on peut constater la division nucléolaire ; j'ai pu noter l'expulsion *in toto* du nucléole devenu pyrénosome ; cette expulsion est le plus souvent latérale, elle ne correspond pas nécessairement à une scissure de la membrane nucléaire. Le nombre des résidus chromatophiles attribuables à la diapédèse des leucocytes est considérable.

En résumé, chez le *Lacerta muralis* adulte, l'élaboration nucléaire du caryozymogène est surtout effectuée sous la forme ergastoplasmique ; les grains de caryozymogène reconnaissant comme origine un grain de chromatine différenciée, directement expulsé du noyau dans le cytoplasma, paraissent peu abondants.

§ 3. — Chez l'*Anguis Fragilis* L.

1° *Animal à la naissance.* — Fixation au sublimé acétique ; coloration à la safranine-lichtgrün. Cellules ovoïdes, inégales, quelquefois difficiles à individualiser ; bourrées de granulations. Elles renferment un gros noyau (6 μ) à membrane fortement chromatique, régulière ; pourvu d'un gros nucléole central, montrant la même structure que précédemment : substance nucléolaire centrale amorphe, substance périphérique safranophile, homogène, quelquefois granuleuse. Ce nucléole présente des aspects de division rapide ; on trouve des nucléoles formés de deux masses égales ou inégales accolées, la plus petite semblant être un bourgeon de la partie principale. Ces masses nucléolaires peuvent être en contact par une large surface ou, au contraire, elles sont reliées entre elles par un tout petit tractus chromatique, dont la rupture mettra en liberté les deux massettes nucléolaires. On peut rencontrer jusqu'à trois et

cinq de ces masses chromatiques dans le même noyau ; j'ai pu remarquer aussi des nucléoles en haltères pouvant être contigus à la membrane nucléaire, sans qu'en cet endroit celle-ci présentât rien d'anormal. J'ai noté aussi des entailles en coups d'ongle, intéressant une partie du noyau.

Dans le noyau, les grains de chromatine sont peu nombreux, le plus grand nombre étant réunis contre la membrane ; quelques-uns groupés en amas satellites autour du nucléole. Sur des préparations fixées au liquide de Bouin, colorées par le bleu de Unna-éosine, le ou les nucléoles absorbent généralement le bleu avec une intensité telle, que toute structure est effacée ; peut-être s'agit-il là de la solution de la matière basophile périphérique dans la substance centrale. Je n'ai pas rencontré, autour de ces nucléoles, le halo clair signalé dans différentes notes.

Dans le *cytoplasma*, les grains sont de deux sortes : la cellule est presque totalement remplie de grains petits, poussiéreux, se colorant plus ou moins par l'éosine et le lichtgrün ; parmi ceux-ci flottent des grains de forme régulière (après le sublimé), ou anguleux (après le liquide de Bouin), prenant la safranine et le bleu de Unna ; ils sont de taille variable et entourés de très petits cercles hyalins ; un très grand nombre sont paranucléaires et possèdent avec la membrane du noyau des relations de contiguïté. Si on rapproche cette observation des deux précédentes, on verra que, là encore, les manifestations d'activité nucléaire sont intenses chez cet animal *à la naissance*, n'ayant pris aucun aliment. De plus, la coexistence des grains de caryozymogène cyanophiles et des granulations de prozymase, prouvent que les phénomènes d'élaboration dans les cellules à enzyme sont indépendants des excitations périphériques ou centrales.

2° *Chez l'adulte à jeun depuis trois jours.* — Sur des préparations fixées au liquide de Lindsay, colorées à la safranine-lichtgrün, la cellule présente une vingtaine de gros grains de caryozymogène, juxtanucléaires ; ils entourent le noyau ou sont disposés à son pôle antérieur, en trois rangées longitu-

dinales parallèles. Ces grains sont entourés d'un halo, ou contigus au cytoplasma; le réactif a coagulé le cytoplasma de telle façon que la moitié apicale de la cellule paraît remplie d'une matière amorphe. Le *noyau* est volumineux, elliptique, parfois auréolé d'une zone hyaline. Il est rempli d'un caryoplasma clair, vacuolisé; les grains de chromatine safranophiles sont peu nombreux, parfois totalement disparus; au contraire, sur des pièces fixées au liquide de Bouin et colorées à l'hématoxyline-éosine ou l'hématoxyline-orange G, on voit un nombre assez important de petits grains hématéinophiles; ces grains sont répartis contre la membrane; cette dernière n'est pas colorée par les colorants nucléaires; elle est intacte.

Le nucléole persiste; il se colore uniformément par la safranine.

3° *Chez l'adulte, après quarante-huit heures d'une alimentation abondante.* — Fixation au liquide de Lindsay; l'estomac de l'animal était encore rempli d'aliments non digérés, au moment où il a été sacrifié. On colore par la safranine-lichtgrün.

Les cellules sont turgescentes; leurs limites s'effacent, elles sont souvent rompues latéralement. Dans les tubes glandulaires, en coupe transversale, la lumière est capillaire, vide de produit de sécrétion. L'extrémité apicale de la cellule est occupée par une douzaine de grosses granulations de prozymase acidophiles; elles sont plongées dans une masse pulvérulente de grains petits qui, chromatiquement, présentent tous les stades entre les grains safranophiles et le grain à coloration cytoplasmique. Certains tubes ont un épithélium bas; la lumière est large et renferme un liquide albumineux coagulé en masse, sans granulations, uniformément teinté en vert clair par le lichtgrün. Cet examen s'ajoute aux précédents pour fortifier l'opinion, malgré la position excentrique des grains de prozymase, de leur dissolution dans le cytoplasma et de leur excrétion sous forme liquide. Le *noyau* est petit, sphérique, clair, il ne contient

plus aucune granulation safranophile ; le nucléole est visible encore, sous l'aspect d'un globule acidophile renfermant une granulation centrale basophile ; la membrane à peine visible est acidophile.

Sur des coupes provenant de la même pièce, mais colorées par l'hémaléine, après mordançage au sulfate double de fer et d'ammoniaque, on voit un grand nombre de petites granulations sidérophiles. Si on colore, après traitement des coupes sur lames par l'eau oxygénée, par le triacide d'Ehrlich, ou par un mélange de vert d'iode et de magenta, les grains de chromatine intranucléaires se colorent presque exclusivement par la fuchsine et très peu présentent une électivité bien accusée pour le vert de méthyle ou le vert d'iode.

Je n'ai pas vu de cinèses. Je signale la présence de quelques filaments ergastoplasmiques non transformés, et la fréquence des noyaux en caryolyse.

En résumé, chez les Sauriens (*Lacerta vividis*, *Lacerta muralis* et *Anguis fragilis*), on distingue, dans la cellule granuleuse de l'épithélium gastrique, deux sortes de granulations, dont la formation correspond à deux phases de l'élaboration cellulaire :

1° *Une phase nucléaire*, pendant laquelle le caryozymogène (prozymogène des auteurs) est excrété du noyau. Il peut l'être sous forme granuleuse, par émission directe de grains ayant subi une élaboration endonucléaire, ou sous forme liquide, secondairement figurée par contact avec le protoplasma basal. Les grains de caryozymogène et le caryozymogène ergastoplasmique sont destinés à disparaître graduellement dans le cytoplasma. Les variations morphologiques que l'on note dans le noyau consistent en : turgescence, régression chromatinienne, variations de chromaticité des grains de chromatine, faible antéropulsion.

2° *Une phase cytoplasmique*, pendant laquelle apparaissent les grains de prozymase (zymogène des classiques). Ces derniers sont excrétés le plus généralement après dissolution.

Les grains de caryozymogène [paranuclei (?) prozymogène], et les grains de prozymase (zymogène) sont des unités différentes, ne dérivant pas directement l'une de l'autre.

Le caryozymogène est surtout excrété du noyau, sous forme ergastoplasmique.

§ 4. — Chez le *Triton cristatus* Laur.

1° *Chez le Triton à jeun depuis sept jours. Fixation au sublimé acétique. Coloration au triacide d'Erlich.* — On retrouve ici les grosses cellules analogues à celles de la glande à venin : l'épithélium y est bien limité. Elles sont remplies de granulations fines et contiennent, reposant un peu au-dessus d'une vitrée à noyaux allongés, fusiformes, un gros *noyau* ovoïde (de 17 μ × 10 μ à 15 μ × 7μ,5), quelquefois sphérique (de 7 μ à 12 μ) et parfois aussi tétraédrique comme la cellule qui le renferme. Dans le noyau au minimum de complication morphologique et qu'il y a lieu de penser être le noyau à l'état quiescent, on définit un nucléole central, parfaitement sphérique, à contour fuchsinophile, limité par une membrane épaisse, à points de renforcement qui semblent être dus à l'incrustation de grains absorbant le vert de méthyle. Contigu au nucléole, un riche réseau de linine montre à ses points nodaux des caryosomes en nombre considérable, chlorophiles (teints en bleu par le mélange d'Ehrlich). Dans le caryoplasma incolore, on peut observer quelques grains situés sur des tractus achromatiques et qui absorbent, comme la substance amorphe des nucléoles, la fuchsine. C'est en somme là ce que le noyau de la glande à venin nous avait appris. Les faits de structure sont encore comparables lorsque, comme il est fréquent de l'observer, les parois cellulaires voisines se rompent : la lumière du tube, sur une coupe transversale, paraît remplie de grains de sécrétion dans la masse desquels les débris des parois cellulaires forment des divisions ; on

a l'apparence d'un syncitium, et ici il n'est pas à douter que ce syncitium est tout d'origine artificielle ; la présence de cellules binucléées rend l'homologie plus complète encore. Les noyaux qui présentent le type parfait de structure que j'ai décrite, sont assez rares ; beaucoup plus souvent, quoique ces cellules n'aient pas, semble-t-il, à sécréter de prozymase, (zymogène), puisque l'animal n'est pas alimenté, la structure nucléaire s'éloigne du type morphologique : le noyau n'est même pas fixé dans sa forme et l'on peut noter les noyaux piriformes, ceux en nacelle ou en parachute ; la charpente chromatique présente d'aussi variables caractères ; à côté de réseaux d'une régularité mathématique, il faut noter la condensation de caryosomes sur les deux pôles. De ce fait, résultent des noyaux à centre clair dans lesquels seuls le fin réseau fuchsinophile et quelques granulations nodales représentent les éléments figurés ; dans d'autres, le centre est occupé par le nucléole seul ; ailleurs, c'est vers l'un des pôles antérieur ou postérieur que l'appel de la chromatine a eu lieu.

Je dois noter un fait de structure nucléolaire qui, tout en n'étant pas une caractéristique du noyau de la cellule à zymogène chez le Triton, a surtout attiré mon attention : le nucléole peut être situé à quelque distance de la membrane et réuni à elle, soit par une large surface, soit par une sorte de pédicule tenant à son extrémité la sphère nucléolaire. Cette figure rappelle assez bien celle d'un scolex de Cestode à la phase Cysticerque.

Cette disposition du nucléole n'est pas rare chez le Triton, il semble indiquer l'expulsion de celui-ci. D'autres particularités se montrent en relation plus étroite avec le rôle physiologique possible de cet élément ; c'est la présence de vacuoles juxtanucléaires, c'est une zone de coloration diffuse autour de lui ; c'est la présence, à la périphérie, de petites vacuoles fuchsinophiles (après coloration à la méthode de Heidenhain suivie du mélange de Van Gieson) pouvant contenir un grain sidérophile. Le *cytoplasma* dans le noyau

quiescent est granuleux, rose orangé après le mélange triacide d'Ehrlich.

Après les colorations safranine-lichtgrün ou hématoxyline d'Heidenhain-lichtgrün, on y reconnaît, plus ou moins abondantes, de petites granulations, safranophiles ou sidérophiles, colorées en gris par l'acide osmique, après fixation au liquide B de Laguesse. Dans une cellule à maturité, chargée de sécrétion, on remarquera la permanence de petits grains paranucléaires sidérophiles (coloration Heidenhain-Van Gieson), fuchsinophiles après le magenta phéniqué-lichtgrün, cyanophiles après le bleu de Unna-éosine. Ces granulations sont isolées, elles constituent les grains de caryozymogène. A mesure que l'on s'approche de la lumière, on a affaire à des formations granuleuses, plus nombreuses, denses, rapprochées et souvent difficiles à limiter du protoplasma finement granuleux, dans la masse duquel elles sont plongées. Ces granulations sont oxyphiles, elles peuvent aussi être teintées en gris-fer par le traitement à l'hématéine, après mordançage à l'alun de fer ; mais cette coloration est diffuse et disparaît après traitement à une éosine (méthyl-éosine ou éosine). Ces granulations sont oxyphiles, le bleu polychrome de Unna les colore en vert, elles constituent les grains de prozymase, dont le volume est supérieur de près du double à celui des grains de caryozymogène périnucléaires.

Ainsi enfermés dans la cellule, les grains de prozymase ont parfois une vague apparence d'orientation en lignes verticales, mais la majorité des cas ne permet pas de reconnaître dans leur rapports réciproques une symétrie.

Le cytoplasma basal renferme assez habituellement un ou deux corpuscules sidérophiles.

Le cytoplasma basal montre le plus habituellement des formations filamenteuses ou de formes variables, constituant le caryozymogène ergastoplasmique. En filant sur les côtés du noyau, le caryozymogène ergastoplasmique paraît s'ordonner en un chevelu de fins filaments qui recouvrent le noyau.

2° *Chez le Triton, sacrifié quarante-huit heures après alimentation.*

L'estomac de l'animal était encore rempli d'aliments non attaqués au moment où il fut sacrifié.

Le détail le plus frappant est le nombre considérable de divisions cinétiques à tous les stades. On note aussi quelques bipartitions directes. Dans cette expérience, je distinguerai trois états de l'épithélium : 1° l'épithélium est composé de cellules turgescentes, à gros noyau en travail sécrétoire ; 2° l'épithélium est composé de noyaux jeunes, très riches en chromatine, reposant sur la vitrée, le cytoplasma n'est alors représenté que par une bande granuleuse, très étroite, concentrique au noyau; 3° l'épithélium est formé de cellules cubiques, dont la partie distale est hyaline.

L'étude des granulations intracytoplasmiques, dans le premier cas, montre les détails suivants. La fixation a été faite avec le sublimé acétique. Les coupes sont colorées à l'hématoxyline ferrique, suivie de passage au magenta, puis différenciation par le lichtgrün. On remarque : un très grand nombre de petits grains colorés en vert et des granulations plus grosses, sidérophiles, entourées d'une atmosphère fuchsinophile. Ces grains sidérophiles sont parfois difficiles à colorer. Dans la masse du cytoplasma, on peut reconnaître que certaines vacuoles y contenues peuvent être en continuité avec le produit de sécrétion coagulé dans la lumière. Autour du noyau on note des granulations sidérophiles ; ou à la fois sidérophiles et fuchsinophiles.

Sur des préparations colorées par la méthode safranine-lichtgrün, on voit les grains safranophiles juxta-nucléaires.

Dans le noyau, les mêmes granulations qui se coloraient par la fuchsine et l'hématoxyline ferrique sont teintes par la safranine (*).

(*) Sur des préparations à l'hématéine-fuchsine-lichtgrün, les caryosomes intranucléaires sont de deux sortes bien distinctes, les uns hématéinophiles, d'autres fuchsinophiles ; les grains périnucléaires sont fuchsinophiles. De cette expérience et d'autres qui précèdent, je crois pouvoir dire

Le noyau est turgescent (18 μ × 8 μ ; 21 μ × 13-14 μ), on pourra distinguer l'émission, dans le caryoplasma, de vacuoles juxtanucléolaires, oxyphiles, la fragmentation du nucléole en deux ou trois éléments inégaux, la pulvérisation de ces corps ou leur application contre la membrane nucléaire. Ces faits semblent préparatoires à l'exode du pyrénosome. Un fait encore vérifiable ici, c'est la mise en relief après coloration par le violet de gentiane-orange G d'éléments figurés d'apparence nucléolaire (vol : 2 à 3 μ ; on dissocie ces corps en une masse centrale aurantiophile et une périphérie gentianophile), intranucléaires ou extérieurs au noyau, dans des cellules où le magenta, l'hématoxyline au fer, la safranine ne signalent que de très rares éléments chromatiques. Je suis donc amené à conclure que le nucléole, ou mieux la pyrénine, ne disparaît jamais en totalité du noyau, tant que celui-ci existe comme élément actif ; ces faits concorderaient avec l'hypothèse qui considère le nucléole comme le lieu de production de la chromatine. Dans les deux autres sortes de cellules, il n'y a pas de formations granuleuses sidérophiles ou safranophiles, qui répondent aux grains de caryozymogène. Dans la deuxième sorte, les noyaux ont une structure de noyaux quiescents ; dans la troisième, ils sont turgescents (10 μ × 12 μ ; 19 μ × 13 à 16 μ), clairs, quelquefois chiffonnés, ratatinés. Les noyaux dont la membrane est éclatée sont ici très fréquents ; ce sont là des phénomènes évidents de sénescence.

Rôle des leucocytes. — L'infiltration leucocytaire est, dans le cas particulier (animal nourri), d'une ampleur remarquable. Il est facile de suivre les leucocytes, ils traversent la sous-muqueuse, percent la muqueuse, s'insinuent entre les tubes glandulaires et pénètrent dans la cellule. Ce dernier stade de la migration est difficile à saisir. J'ai bien dans mes préparations des figures qui se rapportent à cet acte, mais

que la safranine, la fuchsine caractérisent une même espèce de chromatine, non chlorophile, ni hématéinophile, dans les colorations combinées.

elles sont relativement peu nombreuses. Dans la cellule, le leucocyte migrateur reste en général collé à la vitrée, allongé suivant son grand axe, et soulevant le noyau.

Un même leucocyte peut être le commensal de deux cellules voisines. Ces leucocytes sont très riches en chromatine ; ils sont ovoïdes, quelquefois une échancrure médiane leur donne l'aspect de biscuit. Pénétré dans le cytoplasma, le leucocyte diminue de volume, il absorbe les colorants nucléaires en masse, il peut se contracter, être entouré d'une sorte de vacuole et simuler un « Nebenkern ». Dans la majorité des cas, le leucocyte subit une rapide nécrose; sa chromatine perd ses affinités chromatiques, il disparaît; on en rencontre pourtant quelques-uns intacts dans la lumière, où le courant glandulaire les a entraînés.

Un certain nombre de ces éléments conservent leur forme et leur chromatine ; il est probable que leur activité de diapédèse se maintient également. Le rôle de cette immigration lymphoïde est difficile à saisir. Sans doute, par les éléments sains, on peut y voir un mode des échanges nutritifs, si l'on admet toutefois que la cellule aberrante est capable d'exécuter un trajet en arrière. Mais, la substance des globules qui meurent dans les cellules se trouvant mélangée au produit de la sécrétion, celui-ci de ce fait acquiert-il une propriété spéciale? D'où vient ce leucocyte même? Joue-t-il un rôle actif dans la sécrétion ou bien un rôle passif, simple aliment chromatinien du protoplasma élaborateur ? A côté de cette notion acquise, de l'afflux des leucocytes au voisinage des épithéliums glandulaires en activité, il reste encore sur le rôle de ces éléments, sur leur évolution dans la cellule hôte, sur la signification de cette diapédèse, un grand nombre de points obscurs dont le déterminisme nous échappe et à l'égard desquels je réserve toute opinion, n'ayant eu l'intention que de signaler le fait pour l'additionner à ceux déjà connus.

En résumé : Chez le Triton crêté, l'élaboration des grains de sécrétion est soumise aux deux phases de :

1° *Élaboration nucléaire* manifestée par l'exode de grains fuchsinophiles et cyanophiles, *grains de caryozymogène* et de formations basales : *caryozymogène ergastoplasmique*. L'apparition dans le protoplasma périnucléaire de la substance chromatinienne différenciée, non colorable par le vert de méthyle, correspond à une régression de la chromatine du noyau et à des changements dans sa spécificité chromatique.

2° *Élaboration cytoplasmique*. — Les grains de caryozymogène et les formations ergastoplasmiques s'œdématisent, perdent leur chromaticité spécifique par le bleu de Unna, en même temps que se forment à leur niveau des grains oxyphiles de prozymase. Ces derniers ne semblent pas être excrétés sous cette forme.

§ 5. — Chez le *Trachinus araco* L.

Pendant un séjour en septembre dernier, au Laboratoire de Saint-Vaast-la-Hougue, j'ai eu occasion de disposer de quelques *Trachinus draco* vivants. A l'ouverture de l'estomac, chez des animaux qui sont pêchés depuis quelques heures, on trouvera toujours cet organe rempli de débris alimentaires en voie de digestion. La difficulté de conserver ces poissons dans les bacs ne m'a pas permis d'étudier la cellule à grains de sécrétion après le jeûne expérimental.

Les descriptions qui vont suivre sont faites d'après des préparations colorées à la safranine-lichtgrün ; le matériel d'étude avait été fixé au sublimé acétique.

La cellule à zymogène des tubes glandulaires de *Trachinus draco* a une forme ovoïde, arrondie. Quelquefois sur des cellules bien limitées, le cytoplasma est réduit à une couronne granuleuse, enveloppant le noyau ; dans la majorité des tubes glandulaires, les limites des cellules ne se précisent pas, certaines de celles-ci sont cubiques.

Le *noyau* est de petite dimension (4 à 6 μ), sphérique, à membrane safranophile très nette ; il n'est pas en contact avec la basale, mais n'a pas non plus subi une antéropulsion

prononcée, il n'est pas éloigné de la basale de plus de 2 μ ; j'ai compté une fois 6 μ entre la basale et le pôle postérieur du noyau ; l'axe vertical de la cellule, conique, mesurait 10 μ. Dans les coupes transversales, ne comprenant que des cellules à prozymase, on note une lumière largement ouverte, le contour apical des cellules est grenu, acidophile, la limite apicale se différencie très nettement de ce précipité.

Dans les noyaux pauvres en chromatine, le nucléole est petit, réduit à une sphère que colore également la safranine ; dans les noyaux en activité actuelle, le nucléole principal est souvent accompagné d'un nucléole accessoire plus petit ; ils sont tous deux constitués par une substance centrale limitée à la périphérie par un contour à safranophile accentuée ; le nucléole accessoire est issu du nucléole principal comme permettent de l'affirmer des figures intermédiaires à ces deux stades.

Dans le noyau en activité sécrétrice initiale, on voit un grand nombre de grains de chromatine répartis aux points nodaux du réseau de linine ; la chromatine affecte quelquefois non plus la forme granuleuse, mais une forme de languette, contiguë à deux filaments du réseau.

Comme dans les exemples précédents, j'indique la disposition périphérique juxtanucléaire des grains de chromatine, la position excentrique du nucléole, l'intégrité de la membrane nucléaire.

Les cinèses sont nombreuses.

Des colorations à l'hématoxyline Delafield-éosine, en confirmant ces données morphologiques, mettent en évidence des filaments basaux.

Étudiés sur des pièces fixées au liquide de Bouin, après coloration au bleu de Unna-éosine, les filaments ergastoplasmiques ont l'aspect d'incisures profondes, tangentielles ou parallèles au noyau, droites ou convexes, souvent en accent circonflexe.

Elles peuvent revêtir l'apparence de grains, de bâtonnets paranucléaires et basaux, de calotte basale recouvrant un

segment du pôle postérieur de la sphère nucléaire. Le *cytoplasma* se montre pauvre en grains périnucléaires cyanophiles ; en très grand nombre on trouve des sphérules oxyphiles de prozymase présentant la métachromasie avec le bleu polychrome. Dans certaines cellules, il n'y a plus de grains de prozymase, le corps cellulaire est totalement vacuolisé. Le violet de gentiane, outre les cinèses, permet

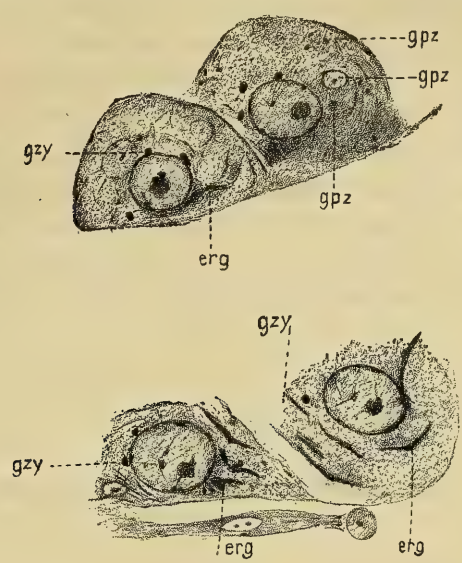


Fig. 2. — Cellules à grains de prozymase peptique chez le *Trachinus Draco* L. — *gpz*, grain de prozymase ; *gzy*, grain de caryozymogène ; *erg*, caryozymogène ergastoplasmique. Obj. imm. homog. 1mm,6, Krauss ; ocul. comp. 6.

d'assister au bourgeonnement du nucléole, à la projection centrifuge de certains gros nucléoles. Ici encore, la présence constante de pyrénine résiduelle, même dans les noyaux au terme ultime de régression chromatique, est à noter.

Inclusions cytoplasmiques. — Étudiées sur des préparations fixées au sublimé et colorées à la safranine-lichtgrün. Elles sont au moins de trois espèces :

1° On trouvera des amas de chromatine, simulant des cinèses ;

2° Elles sont représentées par des cellules migratrices aberrantes;

3° Ce sont de grosses vacuoles, ovoïdes ou sphériques, teintées uniformément en rouge sombre ou en pourpre par la safranine ou le violet de gentiane. Ces inclusions peuvent occuper, par rapport au noyau, différentes situations. Elles sont latérales, ou anté, ou post-nucléaires. Dans tous les cas, en étudiant les leucocytes migrateurs, on se rend compte que les différents états des enclaves cytoplasmiques correspondent à des modes divers de dégénérescence leucocytaire. Là, comme ailleurs, une fois introduit dans la cellule, le leucocyte, sauf quelques exceptions, semble condamné à une rapide nécrose, par chromatolyse, fonte cytoplasmique, pycnose. Là encore, il faut se demander si l'apport de chromatine, apporté au cytoplasma par ces globules aberrants, n'incite pas à l'élaboration d'une substance spécia'e.

CHAPITRE III

GLANDES SALIVAIRES SÉREUSES DE LA COULEUVRE
Zamenis viridiflavus Latr.

J'étudie dans ce chapitre la glande labiale supérieure proprement dite et la glande sous-linguale.

La partie postérieure de la glande labiale supérieure est à caractère séreux prédominant ; la partie antérieure est au contraire à caractère muqueux. Sur des coupes de la partie postérieure, correspondant à la commissure, l'aspect de la très grande majorité des éléments est celui de cellules séreuses. Il existe pourtant des tubes, uniquement à cellules muqueuses, et des tubes mixtes : séro-muqueux. Les cellules séreuses à grains de sécrétion sont les seules ici qui nous intéressent.

1° *La cellule au repos.* — Sur des coupes, fixées au liquide de Bouin et colorées à l'hématoxyline d'Heidenhain,

suivie du mélange de Van Gieson, la cellule présente un cytoplasma, très finement granuleux, homogène, dans lequel, seuls de très forts grossissements (obj. imm. homog. $1^{mm},6$, ocul. 8 comp.) mettent en évidence des granulations isolées. Ce cytoplasma est coloré en rose brun. Le *noyau*, soulevé au-dessus de la basale ($0^{\mu},5$), est de petit volume ($4^{\mu},5$ à $5^{\mu},5$), sphérique, de diamètre sensiblement égal à celui de la cellule ; sa membrane est hématéinophile, il est riche en grains de chromatine, le réseau achromatique est parfaitement visible. On note un gros nucléole (1 μ), réfringent, sphérique, formé, comme dans les noyaux des parotidiennes de Couleuvre et de Vipère, d'une substance centrale, fuchsinophile, limitée du caryoplasma par une périphérie sidérophile, cette couronne basophile étant d'épaisseur variable.

2° *Dans une cellule après activité* provoquée par injection de pilocarpine, la partie apicale de la cellule peut être totalement ou partiellement abrasée. On trouvera aussi de volumineuses cellules faisant hernie dans la lumière.

Je n'ai tenu à rapporter dans ce travail les observations faites sur les glandes labiales supérieures de la Couleuvre, que parce qu'il m'a été donné d'étudier, d'une façon tout à fait favorable, le caryozymogène ergastoplasmique.

Dans l'introduction bibliographique, j'ai mentionné un travail de West, dans lequel cet auteur signale incidemment la présence d'un protoplasma plus condensé, englobant le noyau de certaines cellules des glandes salivaires d'Ophidiens. En recherchant, à la suite de la publication du mémoire de Garnier, les filaments ergastoplasmiques, dans les glandes labiales d'Ophidiens, j'ai été assez heureux de pouvoir le mettre en évidence, dans les glandes labiales supérieures de la Couleuvre *Zamenis viridiflavus*, dans la sous-linguale du même animal et dans les mêmes glandes de la Couleuvre *Tropidonotus viperinus*. En ce qui concerne la Couleuvre *Zamenis viridiflavus*, voici ce que j'ai observé chez un animal qui avait été soumis pendant dix minutes

à l'action de $0^{gr},05$ de nitrate de pilocarpine, introduits par injection hypodermique.

Sur des glandes, fixées au liquide de Bouin et colorées au bleu de Unna suivi d'éosine, on constate tout d'abord la forme régulièrement sphérique du noyau, sa turgescence (6 μ), son éloignement plus ou moins accentué de la vitrée (cet éloignement peut aller de 3 μ à 9 μ). A ces positions différentes du noyau, correspondent des aspects différents des formations ergastoplasmiques.

1° *La cellule entre en activité.* Stade I. — Le noyau (5 à 6 μ), légèrement soulevé au-dessus de la vitrée, repose sur

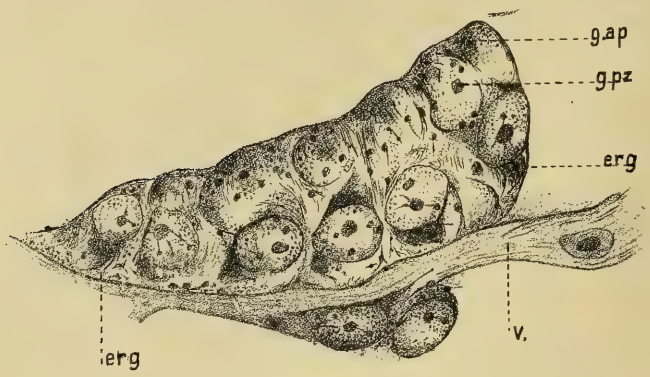


Fig. 3. — Formations ergastoplasmiques dans la glande labiale supérieure de la Couleuvre *Zamenis viridiflavus*. — *erg*, ergastoplasma; *gpz*, grains de prozymase; *v*, vitrée; *gap*, granulations apicales colorées par l'éosine. Ocul. obj. imm. homog. $1^{mm},6$, Krauss; ocul. 6 comp. Zeiss.

une masse de protoplasma fortement cyanophile, réduite en certains cas à une grosse granulation, tangente à la membrane nucléaire, par un de ses points. En d'autres cas, le pôle inférieur tout entier du noyau est coiffé d'une calotte d'ergastoplasma, irrégulièrement épaisse, parfois hémisphérique, dans laquelle aucun élément filamenteux ne peut être distingué.

Ailleurs, à une seule ou à ses deux extrémités, la masse se résout en un pinceau de filaments. Si la coupe est oblique, les formations ergastoplasmiques prennent alors l'as-

pect de deux cônes, situés aux extrémités d'un même diamètre ou de diamètres différents, et ayant pour base un segment du noyau.

2° *La cellule est à son maximum d'activité.* Stade II. — Le noyau est éloigné de la basale, jusqu'à occuper le tiers antérieur de la cellule. Entre la basale et le noyau, l'ergastoplasma constitue un ou plusieurs faisceaux de filaments, tantôt parallèles et rectilignes, tantôt légèrement flexueux et enchevêtrés, sans direction. A un stade plus avancé, on constate alors souvent plusieurs noyaux dans une même cellule. Le caryozymogène ergastoplasmique n'est plus représenté que par quelques stries concentriques. Bientôt après, ces résidus eux-mêmes disparaissent. A côté de ces formations basales et indépendantes de celles-ci, il faut, en outre, noter les grains cyanophiles, périnucléaires de caryozymogène granuleux affectant parfois la forme de ménisques. Ces grains de caryozymogène peuvent être en rapport direct avec la membrane nucléaire, ou éloignés d'une distance variable de cette dernière. Ils persistent souvent alors que le caryozymogène ergastoplasmique est disparu, et que déjà sont formés autour du noyau, des grains oxyphiles, métachromatiques avec le bleu de Unna : grains de prozymase.

Origine du caryozymogène. — A mesure qu'apparaissent les formations périnucléaires, cyanophiles, il est un fait constant, qui consiste dans la régression progressive de la teneur du noyau en chromatine. Dans un noyau au stade I, les éléments chromatiniens sont représentés par un certain nombre de grains de chromatine, juxtaposés souvent à la membrane, par un nucléole petit, dont le centre se colore en vert par le bleu de Unna, et par quelques granulations de même métachromasie. Les grains de chromatine qui persistent sont ou non reliés au réseau de linine dissocié. Dans le stade II, le nucléole n'est plus représenté que par une tache bleu violacé ou verdâtre, autour de laquelle on pourra trouver des vacuoles, à contenu métachromatique

avec le bleu de Unna ou franchement éosinophile. Les granulations de chromatine sont à peu près disparues. Sur des coupes colorées par l'hématéine, il n'apparaît pas qu'elles soient plus nombreuses.

Dans le stade I, la membrane nucléaire se colorait encore en bleu violet; dans le stade II, elle persiste, mais est devenue achromatique. Les limites nucléaires sont définies surtout grâce aux petites granulations, cyanophiles, juxtaposées de place en place, sur la circonférence de la sphère nucléaire.

Pour cette glande, se pose encore la question du rôle des filaments ergastoplasmiques et des grains cyanophiles périnucléaires. La façon dont ces éléments disparaissent répond à cette question. Leur disparition est progressive ; les grains cyanophiles disparaissent en même temps que les grains oxyphiles font leur apparition. Mais, si ces grains oxyphiles semblent surtout élaborés dans le territoire périnucléaire, d'aucuns apparaissent même dans le protoplasma apical, où je n'ai jamais rencontré de grains cyanophiles, en ce qui concerne la glande labiale supérieure. Dans ce cas, il est hors de doute qu'un élément oxyphile ne dérive pas d'un élément cyanophile. Les formations cyanophiles se dissolvent dans le cytoplasma, elles fournissent un élément d'origine nucléaire nécessaire à la constitution des grains de prozymase, et à ce double titre méritent donc bien le terme de caryozymogène et de caryozymogène ergastoplasmique que je propose d'appliquer exclusivement à ces formations d'origine nucléaire.

On remarquera enfin, à l'extrémité apicale des cellules des glandes labiales supérieures des Couleuvres *T. viperinus* et *Zamenis vividiflavus*, une petite zone granuleuse, quelquefois homogène, ne se colorant pas en vert par le bleu de Unna employé seul, mais absorbant uniquement l'éosine dans la double coloration bleu de Unna-éosine. C'est là l'indication de la transformation possible des granulations de prozymase en ferment soluble ou zymase.

En résumé : Dans les glandes labiales supérieures des Couleuvres, *Zamenis viridiflavus* et *Trop. viperinus*, l'élaboration des grains de sécrétion répond aux deux stades déjà reconnus dans les cellules à prozymase peptique : 1° une *phase nucléaire*, fournissant l'élément générateur de la prozymase, et une *phase cytoplasmique*, pendant laquelle apparaissent les grains de sécrétion métachromatiques au bleu de Unna.

CHAPITRE IV

LES PHÉNOMÈNES DE SÉCRÉTION DANS LA GLANDE DIGESTIVE DE QUELQUES CRUSTACÉS

Dans les exemples précédents, il était possible de noter les variations de chromaticité et d'abondance relative de la chromatine chlorophile pendant l'acte élaborateur ; une chose beaucoup plus délicate était de se prononcer sur le rôle du nucléole. Dans les pages qui précèdent, je me suis, à la vérité, appliqué à noter les différences de structure que présentait cet élément, concurremment aux autres parties du noyau ; mais il m'a été impossible de conclure si ces variations morphologiques étaient l'expression d'actes physiologiques, ou celle de phénomènes de dégénérescence.

On sait pourtant que le rôle actif du nucléole a été interprété dans un sens positif, par des auteurs récents. Il était obligatoire de choisir pour l'étude de cet organe des animaux dont les éléments cellulaires fussent volumineux, en même temps qu'il était indispensable de s'adresser à une cellule glandulaire, fonctionnant de façon active. J'ai pris comme sujet d'étude la glande digestive de quelques Crustacés.

§ 1. — La cellule de la glande hépato-pancréatique de l'*Eupagurus Bernhardus* L.

Les cellules à ferment de la glande hépato-pancréatique de l'*Eupagurus Bernhardus* sont hautes (de 90 à 120 μ),

cylindriques dans leurs deux tiers antérieurs, d'une largeur moyenne de 8 à 12 μ, s'évasant un peu à la base où elles peuvent atteindre 12, 13 et jusqu'à 16 μ, et même elles s'étalent parfois tout à fait à la base et atteignent en cet endroit jusqu'à 42 μ de large. Leur extrémité apicale est limitée par une cuticule épaisse, réfringente, au contact de laquelle le cytoplasma forme un étroit ruban granuleux. Cette cuticule paraît tomber en bloc, elle est commune à toutes les cellules d'un même tube, on la retrouve souvent dans la lumière. L'extrémité proximale est définie par une vitrée réfringente, très mince, mais bien nette. La cellule à ferment est le plus souvent isolée au milieu de trois ou quatre autres cellules. Morphologiquement, la cellule à ferment se distingue de ses voisines, à fonction biliaire, excrétrice ou plus spécialement lipolytique, par son diamètre plus étroit, par son aspect sombre qui tranche sur les coupes, surtout par son protoplasma granuleux et par la présence dans ce dernier, d'enclaves tout à fait spéciales, dont je vais essayer d'établir l'origine et le rôle.

Cytoplasma. — Après fixation au liquide de Lindsay et coloration au magenta-lichtgrün ou à la safranine-wasserblau, le corps cellulaire peut se montrer totalement rempli par un fin précipité de couleur sombre, parsemé de petites granulations (1 à 3 μ) fuchsinophiles, très brillantes. Ces granulations absorbent le violet de gentiane dans la double coloration violet de gentiane-lichtgrün ; elles se colorent encore par la safranine, par le bleu de Unna et le bleu de méthylène. A côté de ces grains à réactions chromatiques nucléaires, on reconnaît l'existence de granulations de même volume, sphériques, brillantes, oxyphiles, et des masses oxyphiles également, mais de formes très diverses et de volume considérable (3 μ × 2 μ ; 4 μ × 2 μ).

Très souvent, seul le protoplasma apical est granuleux. Entre ces extrêmes, on trouve des cellules dans lesquelles la zone granuleuse occupe, à l'extrémité apicale, une épaisseur variable et se prolonge, dans les deux tiers antérieurs

de la cellule, en une pointe qui va en s'amincissant, en même temps que le protoplasma devient de plus en plus clair.

Sur les côtés de la masse granuleuse médiane, des grains ou groupes de granulations, sphériques, safranophiles, sont visibles, le long des mailles d'un réticulum et à ses points nodaux. Sur des coupes minces, collées à l'eau, intéressant des pièces fixées au liquide de Lindsay ou au liquide J, de Laguesse, l'architecture du réseau spongioplasmique ne sera bien établie qu'après traitement des coupes à l'eau oxygénée. En effet, dans les cellules à protoplasma peu condensé, on rencontre dans tout le corps cellulaire des vacuoles de diamètre variable, souvent très nombreuses, dans lesquelles l'acide osmique a été réduit. Ce sont là des vacuoles de graisse. Le squelette spongioplasmique, très délicat de texture, prend les colorants acides.

Territoire nucléaire. — Sur des coupes de pièces fixées au liquide de Lindsay, le territoire nucléaire — et je comprends sous ce titre, outre le noyau, le tiers inférieur de la cellule — est de structure variable. Dans une cellule au repos, le noyau se trouve de toutes parts enveloppé dans une gangue granuleuse, avec laquelle il peut être en contact, mais dont il se trouve le plus généralement séparé par une zone périphérique, très réfringente. Ce protoplasma basal peut prendre une texture spumeuse ou spumo-granuleuse, par l'apparition de vacuoles de volumes variables. Ces vacuoles sont situées aux deux pôles du noyau ou à un seul. Elles sont parfois directement en contiguïté avec la membrane nucléaire, elles repoussent celle-ci qui s'invagine, donnant au noyau une forme d'écusson. Il m'a bien semblé voir que ces vacuoles juxtanucléaires, dont le volume peut être considérable (12 à 18 μ), paraissent en continuité avec le caryoplasma, mais je ne pourrais l'affirmer. Elles dépriment quelquefois le noyau de telle façon que ce dernier est réduit à une petite masse chromatique, en forme de croissant. Il est vraisemblable que ces formations caractérisent une dégénérescence hyaline particulière ; elles peuvent être homolo-

gables par leur forme et leurs rapports avec le noyau, aux hyalosphères décrites par Steinhaus, dans d'autres éléments (Voy. p. 8).

Dans le territoire nucléaire, on rencontrera des corps sphériques, paranucléaires, à affinités chromatiques nucléaires, le plus souvent apparus au pôle postérieur du noyau, et des enclaves analogues à celles décrites plus haut.

En résumé, on reconnaît dans le cytoplasma de la cellule à ferment de la glande, quatre sortes de granulations : 1° les grains de caryozymogène cyanophiles ; 2° les grains de prozymase oxyphiles ; 3° les enclaves basales, paranucléaires, qui sont les *pyrénosomes*, et enfin 4° les corps de formes diverses, oxyphiles, trouvés dans tout le corps cellulaire, et que j'appelle, pour une raison que je donnerai postérieurement : *corps pyrénosoïdes*.

Étude des grains, par dissociation des cellules fraîches. — Lorsqu'on dissocie, dans l'eau de mer centrifugée, ou mieux encore, dans l'humeur aqueuse de la Roussette, quelques fragments de tubes glandulaires de l'hépato-pancréas du Bernard l'Ermite, on obtient quatre sortes de formations. De petites granulations de 1 μ à $1^{\mu},5$, répondant aux grains de prozymase, très réfringentes, de grosses granulations (3 à 5 μ) opalescentes, flottant dans le liquide, des corps de coloration jaunâtre, et enfin d'énormes gouttelettes très réfringentes. Au contact de l'acide osmique, les grains, les pyrénosomes, et les corps pyrénosoïdes se colorent en brun ; les gouttelettes en noir intense. Par le bleu de quinoléine, on colore les gouttelettes en bleu-lavande. Si on introduit, sous la lamelle de l'éther ou du xylol, les gouttelettes s'aplatissent et disparaissent. Les réactions de ces formations les caractérisent comme des gouttelettes de graisse. On en trouve, comme je l'ai dit déjà, dans les cellules à ferment, mais leur formation semble être localisée principalement dans les cellules voisines de ces dernières.

Au contact de l'acide acétique très étendu (1 p. 100), les petites granulations conservent pendant quelque temps leur

forme, puis se gonflent et fondent. Avec l'acide acétique fort (1 p. 10) dans l'eau, le gonflement est immédiat. Une goutte d'acide acétique glacial introduit sous la lamelle les pulvérise en petits grains qui se dissolvent.

Noyau. — Dans une cellule au repos, sur des préparations fixées aux liquides de Lindsay, de Bouin (formo-acéto-picrique), de Zenker, la cellule de la glande hépato-pancréatique présente un noyau volumineux (16 à 20 μ de diamètre longitudinal et 8 à 10 μ de diamètre transversal) ; le noyau peut aussi être régulièrement sphérique (12 μ à 14 μ). Il repose par l'un de ses axes, ordinairement le grand axe, sur la masse granuleuse, spumeuse ou spumo-granuleuse du protoplasma basal. Outre les grosses vacuoles, décrites plus haut, le protoplasma basal peut être composé d'un réticulum très dense, dont les mailles absorbent assez généralement les colorants nucléaires, et le spongioplasma les colorants plasmatiques.

Le noyau est, en thèse ordinaire, soulevé au-dessus de la basale d'une distance de 7 à 8 μ, quelquefois même davantage, il peut aussi lui être contigu. Cette particularité de noyaux ainsi en contact avec la vitrée se rencontre chez certaines cellules, habituellement moins hautes, mais plus larges que les cellules ordinaires rubanées. Sur des préparations fixées au liquide de Bouin, au sublimé acétique ou au liquide de Zenker, on met en relief les formations ergastoplasmiques. Sur des glandes appartenant à des animaux bien alimentés ou ayant reçu une injection intracœlomique de chlorhydrate de pilocarpine ($0^{gr},01$ à $0^{gr},03$), et sacrifiés une demi-heure après l'injection, les filaments ergastoplasmiques, après coloration au bleu de Unna-éosine, apparaissent, comme de longs fils chromatiques, fortement impressionnés par le colorant nucléaire, formant au pôle postérieur du noyau un nid touffu, broussailleux ; les filaments peuvent s'étendre jusqu'à la vitrée, remonter en fusant le long des parois du noyau, diverger à son pôle antérieur, pour converger à une faible distance et se réunir enfin

en arche au-dessus du pôle antérieur. On trouvera aussi des cellules, où l'ergastoplasma ne revêt pas l'aspect filamenteux ; la chromatine a diffusé dans le cytoplasma basal, en l'imprégnant uniformément. Les noyaux qui présentent ces formations ergastoplasmiques abondantes sont caractérisés par leur pauvreté chromatinienne (Pl. II, fig. 12). Outre l'exode de caryozymogène ergastoplasmique, on rencontre des formations granuleuses périnucléaires, peu abondantes d'ailleurs, parfois contiguës à la membrane (fig. 12 et 8) ; le long des filaments ergastoplasmiques, on reconnaît un grand nombre de grains de caryozymogène, provenant de la dissociation granuleuse du caryozymogène ergastoplasmique.

Nucléole. — Dans le noyau, spécialement dans les noyaux peu éloignés de la basale, on distingue un gros nucléole central (3 à 4 μ), sphérique. Ces noyaux sont aussi très riches en grosses granulations de chromatine, réunies par de fins filaments. J'ai rencontré des noyaux, où l'on distinguait un réseau très régulier, à mailles polygonales bien dessinées et à granulations nodales, petites. En règle ordinaire, les grains de chromatine sont disposés en circonférences concentriques à la membrane. Celle-ci, dans les noyaux à l'état quiescent, est peu épaisse, mais absorbe bien les colorants nucléaires.

Quel que soit le fixateur employé (liquide de Lindsay, liquide J, de Laguesse, liquide de Bouin (f-a-p.) ou de Zenker), l'étude morphologique du nucléole permet de le reconnaître comme composé d'une substance acidophile remplissant une vacuole centrale, et d'une substance basophile formant autour de la vacuole une couronne plus ou moins épaisse. Sur cette couronne, à l'extérieur de la vacuole centrale, ou à l'intérieur de celle-ci, on pourra trouver des grains basophiles. Ces grains peuvent également être rencontrés dans la masse nucléolaire (*). On remarque

(*) En employant incidemment dans l'étude du nucléole, le bleu polychrome de Unna, suivi d'orange G, j'ai pu voir que ces deux colorants étaient incompatibles, tout au moins employés successivement. Leur

enfin autour du nucléole une disposition de la chromatine, en lamelles concentriques. Le nucléole prend de ce fait une apparence bulbeuse, écailleuse.

Après l'emploi du triacide d'Ehrlich, les caryosomes, la chromatine périnucléolaire et les grains intranucléolaires se colorent par le vert de méthyle, la vacuole centrale par la fuchsine. J'ai eu d'ailleurs des noyaux dans lesquels seules les granulations juxtanucléolaires se coloraient par le vert de méthyle, les caryosomes absorbaient comme la vacuole centrale du nucléole, la fuchsine. Ce sont là des variations de chromaticité semblables à celles que j'ai signalées déjà. Les noyaux, dont les caryosomes absorbent uniformément le vert de méthyle (dans la coloration au triacide), caractérisent l'état quiescent, de la sphère nucléaire. Ceux dont les caryosomes sont fuchsinophiles dans la triple coloration d'Ehrlich caractérisent l'activité du noyau.

Il n'est pas rare de rencontrer, deux, trois, quatre, six nucléoles de composition morphologique identique à celle du nucléole primaire, dont ils dérivent par bipartitions successives. Il m'a été impossible d'isoler dans ces noyaux polynucléolaires, un ou plusieurs nucléoles, à réaction acidophile répondant aux plasmosomes d'Ogata. Si on colore à fond par l'éosine ou l'orange, le colorant nucléaire étant une hématoxyline, on peut, en effet, masquer les grains basophiles, péri- et intranucléolaires, encore que la périphérie montre toujours un liséré bleu ou noir. Ceci s'applique, aux cellules en repos ou au stade d'activité initiale, caractérisée par la présence de quelques grains de caryozymogène périnucléaire ou de caryozymogène ergastoplasmique, filamenteux.

S'adresse-t-on à une glande, dont on a provoqué la su-

emploi successif avait déterminé dans les nucléoles un précipité de granulations très sombres, en petit nombre (quatre, cinq ou six). La présence de semblables granulations dans les éléments du sang avait appelé mon attention sur la nature artificielle de ces formations, que l'on pouvait prendre pour des grains de pigment, et qui n'étaient autre chose qu'un précipité de bleu de Unna.

ractivité par injection de pilocarpine dans le cœlome, on constate tout d'abord la presque disparition des noyaux, à nucléole solitaire; la plus grande partie des cellules présentent des nucléoles en nombre variable, et, par contre, une diminution du nombre des caryosomes, qui peuvent disparaître en totalité. De plus, on pourra trouver ici, juxtanucléolaires ou réparties dans le caryoplasma, des vacuoles sphériques, acidophiles, qui proviennent du nucléole.

Pyrénosome et corps pyrénosoïdes. — Dans une note préliminaire j'avais signalé différentes modifications de structure intéressant le nucléole et se produisant à la phase d'activité glandulaire. A ce moment je n'avais pas eu occasion de constater l'expulsion *in toto* hors la sphère nucléaire du nucléole devenu le pyrénosome de Vigier. Je n'avais alors remarqué, isolées dans le cytoplasma périnucléaire, souvent entourées d'un halo réfringent, que des masses chromatiques, cyanophiles (au bleu de Unna), et caractérisées ainsi comme grains de caryozymogène. Ces formations, anguleuses ou sphériques, pouvaient être réunies par groupes de deux ou trois. Une légère dépression de la membrane nucléaire, correspondant à l'emplacement de ces grains, les indiquait comme caryosomes différenciés dans le noyau et expulsés de celui-ci. Depuis, examinant sur des animaux fraîchement capturés, tenus pendant deux jours dans l'eau de mer sans alimentation, j'ai pu, dans ces conditions, rencontrer les faits de structure mentionnés par Vigier dans la glande digestive de l'Écrevisse. Ces faits consistent dans l'accusation au pôle postérieur du noyau, d'une légère dépression assez régulière, dans laquelle tout ou partie d'une enclave périnucléaire peut être logée.

Cette enclave est sphérique, elle a le volume des nucléoles (3 à 4 μ), elle se teinte intensivement, mais uniformément par les colorants: fuchsine, safranine, bleu de Unna; elle est englobée dans une masse ergastoplasmique (fig. 6).

La similitude d'affinités chromatiques, de volume, de forme, le retrait de la membrane en cet endroit, retrait

qui s'efface presque immédiatement comme l'indiquent les figures 7 et 14, et qui correspond, comme je l'indiquais au début de ce travail, à une pression momentanée du turgor cellulaire, succédant à la perte de substance nucléaire ; des figures en grand nombre, montrant des nucléoles appliqués contre la membrane, absorbant en totalité les colorants basophiles et répondant exactement à la description du corps paranucléaire, sont autant d'arguments qui concourent pour accorder au corpuscule paranucléaire la valeur d'un nucléole migrateur et à le regarder comme tel. Le nom de pyrénosome proposé par Vigier, pour désigner spécialement un corps extranucléaire représentant un nucléole, me paraît donc parfaitement répondre à l'objet qu'il désigne.

Une fois passé dans le cytoplasma basal (chez l'Eupagure, c'est au pôle postérieur du noyau qu'il convient de rechercher le pyrénosome), le nucléole, devenu pyrénosome, ne conserve pas longtemps ses caractères de pyrénosome ; il peut se fragmenter immédiatement (fig. 11), tout en gardant ses affinités pour la fuchsine et le bleu de Unna ; ou bien, perdre ses affinités chromatiques en bloc (fig. 7) semble-t-il, par une neutralisation immédiate de la substance qui le compose, ou ne devenir acidophile que progressivement (fig. 14). Dans tous les cas, le pyrénosome ne se dissout pas dans le protoplasma basal, il reste à l'état de corps figuré, qui se fragmente rapidement, en éléments allongés, anguleux, ou parfois régulièrement sphériques. Ces éléments acidophiles (parosomes des classiques), résultat de la fragmentation du pyrénosome basophile, se réunissent dans la partie antérieure de la cellule ; on les retrouvera jusqu'au contact de la cuticule(*). C'est à ces éléments que je propose d'appliquer le nom de *corps pyrénosoïdes* (**). Les corps pyrénosoïdes sont excrétés (après dissolution probable, car on ne les retrouve pas dans la lumière des tubes) avec le

(*) Ces observations ont été faites au laboratoire de la *Société scientifique d'Arcachon*.

(**) Le mot de « pyrénoïde » eût peut-être été plus heureusement

produit de sécrétion ; mais dans la cellule, ils ne paraissent avoir aucun rapport avec les grains de zymogène, qu'ils ne contribuent pas à former. Les corps pyrénosoïdes contribuent-ils à donner au produit de sécrétion, une activité ou une propriété particulière, c'est ce que je ne saurais dire. Mais la chose certaine est qu'il n'y a aucun rapport entre eux et le grain de zymogène proprement dit.

La fragmentation d'un pyrénosome en 3, 4 corps pyrénosoïdes et plus, fait comprendre comment on peut rencontrer une douzaine et plus de ces corpuscules, nombre que je ne m'expliquais pas avant d'avoir vu la fragmentation du pyrénosome.

Rôle du nucléole. Phénomènes de pyrénolyse. — Les faits suivants (et je me reporte ici également aux exemples fournis par les cellules à venin et à zymogène peptique) : division du nucléole, sa fragmentation, émission dans le caryoplasma de certaines parties de sa substance, prouvent que le nucléole est soumis, pendant le métabolisme fonctionnel de la cellule, à de profonds remaniements de structure. Ces variations, ajoutées à la formation du pyrénosome, sont-elles l'indication d'une activité sécrétrice, propre à l'appareil nucléolaire ?

L'étude très attentive du nucléole de l'Eupagure Bernhard m'a permis de classer les différentes figures que montrent les préparations, dans une des modalités suivantes :

1° *Le nucléole central, primaire, peut se diviser.* — α. Le nucléole primaire prend la forme d'un biscuit plat, un peu étranglé en son milieu.

β. Les nucléoles fils restent contigus l'un à l'autre, par une zone hyaline, colorable en violet clair par le violet de gentiane ; en rose, par la safranine.

employé. Je l'ai rejeté pour ne pas introduire dans la cytologie de la cellule animale, un terme dont les auteurs botanistes font usage depuis longtemps déjà, pour désigner des corpuscules incolores renfermés dans les chloroleucites de la plupart des algues vertes et autour desquels se forment les grains d'amidon. Voy. van Tieghem, *Traité de Botanique*, t. I, 1891, p. 505.

γ. Les nucléoles fils se distribuent respectivement à chaque pôle du diamètre vertical ; des grains de chromatine se groupent autour d'eux.

δ. Les nucléoles fils s'éloignent aux extrémités du diamètre équatorial ; la structure des nucléoles fils est identique à celle du nucléole primaire.

ε. Un nucléole fils émigre, à l'état de pyrénosome.

2° *Chaque nucléole fils se divise à son tour.* — α. Le noyau présente un nombre pair de nucléoles, sans orientation, ou orientés aux pôles de chaque diamètre.

β. Le noyau possède un nombre impair de nucléoles, mais on distingue soit un pyrénosome, soit un ou des corps pyrénosoïdes.

γ. Le noyau possède un nombre pair (quatre) de nucléoles, dont un ou deux plus petits que les autres. Il faut en conclure qu'un des nucléoles de division a donné une troisième génération, deux des nucléoles de division s'étant éliminés.

3° *Un seul nucléole fils se divise.* — α. On trouve trois nucléoles, c'est le cas le plus général. Parmi ces trois éléments, un d'entre eux peut être de volume double. Ces nucléoles peuvent être orientés ; le nucléole fils à l'un des pôles, les nucléoles petits-fils à l'autre ; ils peuvent aussi être placés de telle façon qu'il soit impossible de reconnaître une loi ayant pu présider à leurs positions réciproques.

β. On trouve deux nucléoles : un de volume égal à 2, l'autre de volume égal à 1. On distingue un pyrénosome.

4° Les nucléoles fils, orientés aux deux pôles du diamètre vertical, *ne se divisent pas.*

5° La division du nucléole primaire ne semble pas précéder les phénomènes de division cinétique, dont je n'ai pu voir une seule image, mais on pourra trouver des divisions directes.

6° *Le nucléole primaire ne se divise pas.* — α. Il augmente considérablement de volume et *se teinte uniformément*, par les colorants basiques.

β. On distingue autour du nucléole une zone périphé-

rique hyaline, à coloration diffuse par les couleurs basiques. Dans cette zone, on peut définir des granulations basophiles, dont les unes sont juxtaposées au nucléole, d'autres sont libres dans la zone hyaline. A l'intérieur du nucléole, on distingue des cercles concentriques à la périphérie et une grosse granulation centrale. Ces cercles et la granulation centrale sont basophiles (bleu de Unna, safranine, violet de gentiane). Ils sont séparés par des hiatus acidophiles.

γ. Les granulations basophiles juxta et intranucléolaires disparaissent. On les retrouve dans le caryoplasma ; elles peuvent y subir une fonte partielle. On peut avoir une figure telle que celle-ci : le nucléole est limité par un contour net, safranophile. Il contient une grosse vacuole centrale à contenu safranophile. Entre celle-ci et la périphérie, se trouve la substance fondamentale que colore le lichtgrün. L'appareil nucléolaire tout entier est encroûté par une masse périphérique de substance safranophile, dont les contours s'estompent, dans le caryoplasma. La substance fondamentale peut ne pas être perçue. Dans des colorations au bleu de Unna-éosine, la substance centrale qui se colore par l'éosine peut être masquée ; le nucléole se colore uniformément par le bleu. Au contraire, la substance basophile périphérique peut être totalement disparue ; le nucléole est alors éosinophile, seule une ligne très mince, basophile, le limite du caryoplasma.

δ. Le nucléole se divise par bourgeonnement d'un de ses pôles.

ε. Le nucléole primaire, ou l'un des nucléoles de division (dans les cas précédents), expulse une vacuole acidophile. Celle-ci reste juxtanucléolaire ou émigre dans le caryoplasma Elle peut contenir une ou deux granulations basophiles.

ξ. Certains nucléoles présentent à leur centre une vacuole, vide de toute substance.

7° Le nucléole primaire se divise une fois. Chaque nucléole fils est le siège de phénomènes semblables à ceux que je viens d'énumérer. Le noyau ne se divise pas.

8° Le nucléole primaire se divise une fois. Un des nucléoles fils ou les deux peuvent subir une pulvérisation de leur masse, en trois ou quatre granulations que le bleu de Unna colore en vert. Ces granulations s'écartent l'une de l'autre et disparaissent ultérieurement dans le caryoplasma.

9° Le nucléole ne se divise pas. Des grains de chromatine se groupent contre lui. Il en résulte une masse volumineuse, fixant intensivement et de façon homogène les colorants nucléaires. Cette masse peut être contiguë à la membrane. (nucléole en cysticerque).

10° Certains noyaux sont dépourvus de nucléoles. Ils sont pauvres en chromatine. Leur membrane est intacte, elle fixe les colorants acides.

11° Le noyau peut subir une fonte totale. La membrane est disparue. Les caryosomes non altérés sont répartis sans ordre dans le cytoplasma basal.

12° Autour de noyaux, à membrane intacte, contre laquelle intérieurement, sont appliquées des massettes fuchsinophiles, on trouve des grains sphériques ou en forme de coin.

13° Le nucléole peut se diviser, sans qu'aucun noyau fils soit expulsé. On aura ainsi des noyaux à deux ou quatre nucléoles, orientés ou non ; complètement dépourvus de grains de chromatine et enrobés dans le caryozymogène ergastoplasmique basal.

14° Pendant le repos, les caryosomes absorbent intensivement le vert de méthyle (après fixation au liquide de Zenker et coloration au triacide). Les noyaux appartenant à des cellules en activité, montrent au contraire une *affinité élective pour la fuchsine*, à l'exclusion presque totale d'absorption du vert de méthyle.

Discussion. — En dernière analyse, l'étude méthodique des faits réunis ci-dessus permet de les grouper sous trois rubriques principales :

On peut reconnaître dans les stades 1 (α, β, γ, δ) et 2 (α, γ)

quatre des phénomènes qui *précèdent ou accompagnent la division nucléaire directe*. Ces images sont complétées : 1° par la présence de noyaux présentant en leur milieu un étranglement ; 2° par la présence de cellules binucléées.

Au contraire, les images de division cinétiques sont très

Fig. 4. — Noyaux plurinucléolaires chez l'Eupagure Bernhard L. ; *cp*, corps pyrénosoïdes ; *v*, vacuole juxtanucléaire ; *v'*, vacuole juxtanucléolaire contenant des granulations basophiles ; *py*, prénosome : *erg*, caryozymogène ergastoplasmique.

rares, les stades 10 et 11 semblent s'y rapporter. L'apparence en bâtonnets, que prennent alors souvent les grains de chromatine, prouve qu'il en peut être ainsi. Mais, comme je n'ai jamais vu d'image absolument nette de division indirecte, je crois plutôt que ce sont là des faits de caryolyse.

Les sous-divisions α, β, γ du stade 6 s'accordent avec la théorie de Häcker ; elles concorderaient avec les observations de Cavara qui, dans des cellules végétales, a vu dis-

paraître la coque basophile entourant le nucléole. Mais, pour cet auteur, cette disparition a lieu pendant la prophase. Or, je le répète, je n'ai pas eu d'images de mitoses. C'est donc là autre chose.

Restent les deux opinions suivantes : les modifications de structure présentées par le nucléole pendant l'activité cellulaire, dans une cellule sécrétrice, sont : 1° l'indication d'une activité sécrétrice propre ; 2° celle d'une dégénérescence.

Le fait qui surtout a frappé l'attention des histologistes, s'accordant à reconnaître au nucléole un rôle actif dans la sécrétion, consiste dans l'expulsion de masses à réactions chromatiques nucléolaires hors du noyau. Cette particularité, pour si importante soit-elle, m'apparaît beaucoup plus, comme reconnaissant, par suite de la suractivité fonctionnelle, une pléthore pyrénoïque. La transformation du pyrénosome en produits différents des grains de sécrétion paraît assez d'accord avec cette opinion. Le pyrénosome jouerait ainsi le rôle d'excretum nucléaire.

Je n'ai jamais vu dans les animaux examinés, que le pyrénosome ou les corps pyrénosoïdes (« Nebenkerne », plasmosomes des classiques) fussent un centre d'attraction, dans la formation d'un nouveau noyau.

Si, faisant abstraction du pyrénosome, on considère les faits relatés dans les divisions 6, 7, 12, 14, dans lesquels on voit les substances basophile et acidophile du nucléole apparaître sous différentes formes dans le caryoplasma, puis y disparaître, en même temps que les grains de chromatine présentent, dans leur chlorophilie, un affaiblissement notable, il faut bien reconnaître que ce sont là des phénomènes dépassant la brutalité ordinaire des faits de chromatolyse et de caryolyse. Ils ont toute l'apparence de phases facilement superposables, sinon d'un acte sécrétoire, puisqu'il n'apparaît pas dans le noyau de granulations particulières, tout au moins d'actes en relation étroite avec l'élaboration endonucléaire (*).

(*) Je rappelle les observations de Flemming, Guignard, Went, Montgomery, etc., dans lesquelles ces auteurs signalent, pendant la mitose, que

Sont-ce là des phénomènes de sénescence? Rien ne l'indique. Les noyaux que j'ai examinés, sauf quelques-uns, ne paraissaient pas en caryolyse. De plus, il est très rare que les éléments du nucléole disparaissent (sauf le cas où il devient pyrénosome) en totalité ; il reste toujours dans le caryoplasma, même après une hypersécrétion expérimentale, un reliquat facilement reconnaissable comme nucléole. Il y a donc tout lieu de croire que celui-ci puise dans le caryoplasma de nouveaux éléments dont il se charge, qu'il modifie, et qu'il restituera au caryoplasma, pendant la période d'élaboration nucléaire.

Pour l'ensemble des faits qui paraissent militer en faveur d'un rôle actif du nucléole, dans l'élaboration endonucléaire, savoir : *division du nucléole, sans amitose consécutive ; pulvérisation d'un ou des nucléoles de division* ; *évacuation de vacuoles nucléolaires à contenu acidophile ; disparition dans le caryoplasma sous forme de grains ou par dissolution, de la substance nucléolaire, périphérique et basophile*, j'ai proposé le nom de *pyrénolyse*, me rapportant, pour le choix de ce terme, à la nomenclature de Schwarz, — d'après laquelle la substance fondamentale du nucléole serait de la *pyrénine*, — et au nom de *pyrénosome*, attribué par P. Vigier, avec signification définie et restreinte, aux enclaves cytoplasmiques d'origine nucléolaire. Je restreins encore cette signification et désigne seulement sous le nom de pyrénosomes, les corps juxtanucléaires, d'origine nucléolaire, habituellement sphériques, et se colorant en totalité par les réactifs nucléaires; les enclaves acidophiles qui résultent de la pulvérisation du pyrénosome sont *les corps pyrénosoïdes*.

Les phénomènes de pyrénolyse sont intranucléaires; par extension, je comprendrai sous cette dénomination l'exode du nucléole, et sa transformation en corps pyrénosoïdes (*).

des éléments primitivement cyanophiles deviennent érythrophiles. Cette différence de chromaticité coïncide avec la dissolution de la substance nucléolaire.

(*) *Nicolaïdes* et *Melissinos*, les premiers, ont employé le terme de pyrénosomes pour désigner les caryosomes. Ils ont aussi proposé le nom de

§ 2. — La cellule à ferment de l'hépato-pancréas de la *Maïa squinado* Latr.

Comme les cellules de la glande correspondante chez l'Eupagure, les cellules de l'hépato-pancréas de la *Maïa squinado* sont hautes (160 μ à 250 μ, 270 μ), cylindriques dans les deux tiers antérieurs, de 12 à 16 μ de largeur à ce niveau, c'est bien là encore le type de cellule rubanée, plus encore que chez l'Eupagure. Comme chez ce dernier, les cellules s'évasent légèrement à la base, où elles peuvent atteindre de 25 à 30 μ de large. Leur extrémité apicale est convexe, elle est limitée par une cuticule, contre laquelle se trouve une petite couche ectoplasmique granuleuse ; les granulations en sont le plus souvent ordonnées en plis longitudinaux, séparées par des intervalles hyalins.

Contrairement à ce qui a lieu chez le Bernard l'Ermite, où la cellule à ferment paraît également posséder une fonction lipolytique assez intense, chez la *Maïa*, la cellule à ferment est bien caractérisée comme telle. Sur des préparations fixées au liquide de Lindsay, on verra ces cellules granuleuses se détacher sur les voisines remplies de grosses vacuoles, dans lesquelles se trouve l'osmium réduit. Pourtant, la cellule à ferment peut quelquefois, dans sa zone médiane, contenir quelques vacuoles de graisse ; plus rarement, on en trouvera dans le cytoplasma basal, de toutes petites.

Cytoplasma. — Dans une cellule au repos, le protoplasma est uniformément granuleux, ces granulations masquent un très fin réticulum, à grains nodaux.

Dans la cellule chargée de prozymase, il se forme au pôle apical d'énormes vacuoles. Sur du matériel fixé au liquide de Bouin (f. a. p.), les vacuoles de sécrétion ont une structure tantôt réticulée à larges mailles, renfermant soit des

pyrénokinèse pour l'ensemble des phénomènes de division mitosique. Le professeur Henneguy a aussi désigné sous le nom de pyrénosomes des fragments de chromatine issus du noyau par chromatolyse.

amas de petites granulations, soit des granulations plus volumineuses, isolées. Les mailles du réseau sont quelquefois rompues, et le centre de la vacuole est en partie occupé par un bol de sécrétion, informe et granuleux. Le bleu de Unna colore en partie cette substance en violet. Les vacuoles de sécrétion occupent parfois la moitié antérieure de la cellule. Dans certaines cellules où le noyau a subi un fort mouvement d'antéropulsion, la vacuole et le noyau peuvent être en contact, ce dernier paraît alors déprimé en croissant. Le contenu de la vacuole est éosinophile, il se colore aussi par l'orange. Après fixation au liquide de Tellyeniczky et après emploi de la méthode de Weigert, le bol de sécrétion, est coloré en rose, quelquefois en grisâtre. On remarque souvent dans ces vacuoles des formations sphériques, ovoïdes ou anguleuses, plus réfringentes que la masse ; ces corpuscules correspondent aux corps pyrénosoïdes.

Noyau et territoire nucléaire. — Le cytoplasma basal est très finement granuleux, il contient des corps pyrénosoïdes, mais en petit nombre ; au pôle antérieur du noyau, le cytoplasma est finement granuleux, clair, sans vacuoles, à spongioplasma en fin réseau, renfermant des grains fuchsinophiles de caryozymogène, des grains oxyphiles de prozymase. Le noyau peut être à peu près sphérique ($17\ \mu \times 14\ \mu$; $24\ \mu \times 17\ \mu$) ou souvent ellipsoïdal ($22\ \mu \times 9\ \mu$; $24\ \mu \times 8^{\mu},5$), allongé suivant le grand axe de la cellule ; appliqué contre la basale ou éloigné d'elle d'une distance variable de $16\ \mu$ à $50\ \mu$.

Il est très riche en grains de chromatine, petits, très nombreux, réunis par un réseau bien visible. La membrane est mince, de nombreux grains de chromatine lui sont juxtaposés. On trouve un nucléole central, souvent solitaire, plus petit que celui des noyaux de l'hépato-pancréas de l'Eupagure ($3^{\mu},5$ en moyenne), mais il est de structure identique.

On reconnaît des nucléoles fusiformes ($4\ \mu \times 7\ \mu$).

Après fixation au liquide de Tellyeniczky, coloration à

l'hématoxyline de Weigert (mordançage à l'acétate de cuivre, décoloration par la solution de ferrocyanure) suivie de fuchsine acide, puis de vert-lumière, on se trouve en présence de noyaux dont les uns ont fixé seulement l'hématoxyline ; d'autres seulement la fuchsine, la coloration dans ce cas étant souvent diffuse ; de troisièmes enfin, dans lesquels on dissocie de gros caryosomes fuchsinophiles, et des plages de caryosomes hématéinophiles, plus grêles.

Les noyaux à caryosomes fuchsinophiles correspondent à des éléments qui présentent des formations ergastoplasmiques très intenses, c'est-à-dire à des noyaux actifs.

La même technique montre la particularité suivante : elle consiste en la présence, dans des noyaux à caryosomes fuchsinophiles, de un ou deux nucléoles, à périphérie hématéinophile ; souvent même, l'appareil nucléolaire tout entier (grains périphériques, substance périphérique, contenu de la vacuole centrale) a absorbé l'hématoxyline et se trouve coloré en vert noirâtre. On assiste ici à une sorte d'inversion des affinités chromatiques.

En différenciant très longuement par le ferrocyanure, avant l'application de la fuchsine, la vacuole centrale nucléolaire peut se décolorer, mais sa périphérie reste hématéinophile, de même aussi les grains qui y sont juxtaposés.

Dans les cellules des animaux sur lesquels j'ai prélevé du matériel, les noyaux plurinucléolés étaient en petit nombre, je n'en ai pas vu à plus de trois nucléoles.

Outre les filaments ergastoplasmiques, on trouvera, autour des noyaux en activité, dans le protoplasma basal, des granulations de caryozymogène fuchsinophiles, ces granulations peuvent être en petit nombre, périnucléaires.

Pyrénosome et corps pyrénosoïdes. — L'exode du nucléole se fait ici au pôle antérieur du noyau, c'est-à-dire vers la lumière glandulaire. Je l'ai trouvé, correspondant à une encoche superficielle. J'ai vu aussi des figures représentant un nucléole en voie de sortie enchâssé dans la membrane.

Dans la cellule, le pyrénosome s'accroît, il prend une forme de fuseau (6 μ × 2μ,5), ou de larme batavique. Je l'ai vu être le centre d'un tourbillon filamenteux.

Outre l'exode du pyrénosome, les phénomènes de pyrénolyse proprement dits sont identiques à ceux décrits chez l'Eupagure.

§ 3. — La cellule de l'hépato-pancréas de la *Galathea intermedia* Lilljeborg.

J'ai eu à ma disposition du matériel fixé au liquide de Bouin. La glande appartenait à un animal jeune (3cm,5) recueilli à Saint-Vaast-la-Hougue.

Les cellules à ferment sont granuleuses, à cuticule apicale peu épaisse, la zone ectoplasmique granuleuse est ici évidente encore. Ces cellules mesurent de 48 μ à 56 μ de hauteur ; elles sont très étroites dans leurs deux tiers antérieurs (5 à 6 μ).

Elles s'évasent progressivement et atteignent à la base 20 μ de large. Dans le corps cellulaire on trouvera peu de corps pyrénosoïdes.

Au contraire, cet animal constitue un excellent exemple pour l'étude de l'exode des granulations de caryozymogène, du noyau dans le cytoplasma.

Le noyau est sphérique 8 μ × 8 μ ou ovoïde 8μ,5 × 6 μ ; 12 μ × 8 μ. Il est très riche en chromatine ; cette chromatine forme de gros caryosomes (1 μ à 1μ,5) souvent juxtaposés à la membrane. Entre les caryosomes marginaux, il semble que la membrane soit perforée, il n'en est rien d'ailleurs, comme une variation de la vis micrométrique permet de s'en assurer. On trouvera des noyaux à filament chromatique très net ou à caryosomes en bâtonnets.

Le nucléole est volumineux (5 μ), sphérique. La pulvérisation du nucléole est, ici plus qu'ailleurs, très nette. Ce nucléole ou les deux nucléoles peuvent se pulvériser en trois à

cinq nucléoles fils. On trouvera des noyaux possédant sept nucléoles. Ceux-ci sont appelés à se dissoudre dans le caryoplasma. On rencontre en effet de rares pyrénosomes. Lorsqu'ils existent, ils occupent le pôle antérieur, sont petits, sphériques (2 à 3 μ).

On voit un grand nombre de grains fuchsinophiles périnucléaires. Les grains de prozymase oxyphiles occupent les deux tiers antérieurs du corps cellulaire. Ils se réunissent quelquefois en vacuoles de sécrétion.

§ 4. — La cellule à ferment de l'hépato-pancréas de *Pilumnus hirtellus* Pennant.

L'animal que j'ai eu à ma disposition était jeune. Il mesurait 3 centimètres environ de longueur. La cellule à ferment est granuleuse, sa longueur moyenne est (après fixation au liquide de Bouin) de 88 μ, sa largeur étant de 7 μ à la partie moyenne, 10 à 12 μ dans le territoire nucléaire. Elle est limitée de la lumière par une cuticule, au-dessous de laquelle se trouve la petite zone ectoplasmique, granuleuse, à granulations orientées en files parallèles, que j'ai mentionnée déjà chez l'Eupagure, la Maïa et la Galathée.

Le spongioplasma est formé d'un réticulum à mailles assez larges. A la partie apicale de la cellule, on trouvera de grosses vacuoles, semblables à celles signalées chez la Maïa. Ces vacuoles contiennent un granulum acidophile, et souvent aussi de grosses gouttelettes, réfringentes, fuchsinophiles : après la coloration hématéine-fuchsine-lichtgrün. Le noyau, sphérique ($8^{\mu},5 \times 7$ μ) ou ovale (14 μ $\times 8$ μ), est riche en grains de chromatine hématéinophile, répartis aux points nodaux d'un réseau très évident.

Il repose souvent sur des formations ergastoplasmiques, filamenteuses ou formant des mottes cyanophiles (après le bleu de Unna). Chaque noyau présente un, deux ou trois nucléoles. La présence de trois nucléoles dans un noyau peut répondre à la division en trois nucléoles fils, égaux

en volume, du nucléole primaire. Cette tripartition du nucléole primaire est accusée par la présence de nucléoles formés de trois granulations encore adjacentes. Elle rend compte que l'on puisse trouver des noyaux trinucléolés, sans qu'il soit possible de reconnaître, soit un pyrénosome, soit des corps pyrénosoïdes, dans le cytoplasma.

Ici comme dans les exemples précédents, on trouvera des pyrénosomes sphériques ($2^{\mu},5$), colorables par les réactifs nucléaires, et des corps pyrénosoïdes, également sphériques, oxyphiles. Chez l'individu dont j'ai disposé, les cellules à enclaves de cette sorte étaient relativement rares. Au contraire, on trouvait en quantité des cellules binucléées et des images d'amitoses. Cette particularité et la précédente confirment cette idée que l'exode du pyrénosome est en relation avec les phénomènes de division nucléaire directe. Chez les animaux jeunes, où la multiplication cellulaire s'accomplit avec activité, on trouve peu de pyrénosomes; au contraire, chez les animaux adultes, les pyrénosomes sont beaucoup plus fréquents.

La structure morphologique des nucléoles de ces cellules est celle des exemples déjà cités, savoir : une coque fortement basophile, présentant souvent des granulations basophiles juxtaposées; cette coque périphérique limite une vacuole centrale, remplie d'une substance hyaline, fuchsinophile dans la triple coloration hématéine-fuchsine-lichtgrün, la coque périphérique étant hématéinophile. On trouve ici tous les phénomènes de pyrénolyse.

§ 5. — La cellule à ferment de l'hépato-pancréas du *Cancer pagurus* L.

Les cellules à ferment, sur des pièces fixées au liquide de Zenker, mesurent de 64 à 88 μ; leur protoplasma est granuleux, il renferme des grains de prozymase oxyphiles, des grains de caryozymogène paranucléaires. Les noyaux sont à peu près sphériques ($14\ \mu \times 10\ \mu$), le plus souvent ellip-

soïdes (23 μ × 10 μ), fuchsinophiles, allongés suivant le grand axe de la cellule ou au contraire (15 μ × 6 μ) à peine soulevés de la vitrée et allongés suivant le petit axe cellulaire.

La cellule à sa base mesure quelquefois 18 à 20 μ de largeur, à sa moitié supérieure 7 à 8 μ. Les noyaux ellipsoïdes, turgescents, dépourvus de chromatine ou à régression chromatinienne plus ou moins accentuée, correspondent d'ordinaire à des cellules elles-mêmes turgescentes ; ils sont englobés de filaments de caryozymogène ergastoplasmiques, en tourbillons. Les noyaux de ces cellules sont pourvus d'un nucléole, rarement de plusieurs, volumineux, sphériques et réguliers (6 μ à 4 μ), ils montrent la coque périphérique basophile, et des zones internes de chromaticité différente ; au centre du nucléole, on trouvera généralement une vacuole à fuchsinophilie accentuée. Les phénomènes de pyrénolyse sont ici, sur des préparations fixées au liquide de Lindsay, bien évidents. On trouvera, comme chez l'Eupagure, des pyrénosomes vrais et de nombreux corps pyrénosoïdes, oxyphiles, hétéromorphes. Je note aussi la présence de nucléoles en cysticerques.

Le liquide de Lindsay indique, dans la cellule à ferment, la présence de vacuoles de graisse.

En résumé : L'étude du noyau de la cellule de la glande hépato-pancréatique des Crustacés examinés me permet de conclure que, pendant les actes intimes de l'élaboration endonucléaire, le nucléole présente de remarquables modifications de structure. Ces modifications constituent les phénomènes de *pyrénolyse* (Voy. p. 142).

Ces phénomènes coïncident avec les variations de chromaticité de la chromatine. Les variations de chromaticité offertes par les caryosomes sont donc corollaires des phénomènes de pyrénolyse. C'est ici une indication probante de l'activité propre du nucléole pendant l'élaboration endonucléaire.

DEUXIÈME PARTIE

RECHERCHES CHIMIQUES

CHAPITRE PREMIER

RECHERCHE DE QUELQUES ENZYMES DANS LES VENINS

§ 1. — Considérations générales.

L'idée de comparer l'action toxique des sécrétions dites venins à une action enzymotique, et de considérer les venins eux-mêmes comme des ferments, n'est pas nouvelle. Dès 1843, Lucien Bonaparte homologue son échidnine du venin de Vipère à un ferment digestif; dans ses publications, de 1860 à 1886, Weir Mitchell rapproche la partie toxique du venin du Serpent à sonnettes et du Serpent mocassin de la ptyaline et de la pepsine en 1861, Philouze, étudiant le venin des Abeilles, dit : « J'ai fait depuis d'autres recherches qui prouvent que ce principe actif est un ferment contenu dans la masse albumineuse... ; ce ferment agit spécialement sur le sang. » En 1869 (1), le professeur Armand Gautier écrivait : « Une série de substances qui jouent le rôle des ferments qui s'épuisent en agissant est celle des venins... ils remplissent les conditions de tout ferment, d'avoir une grande complication de composition et d'agir sous un faible poids. » En 1896 (2) et 1902 (3), cet auteur renouvelait la même pensée. En 1893, le professeur Bourquelot (6) précisait, à propos des toxines microbiennes, cette notion encore vague du venin ou de la toxine-enzyme : « On paraît être actuellement d'accord pour attribuer l'action des microbes pathogènes à des com-

posés toxiques sécrétés par eux. On a été, en outre, conduit à assimiler ces composés toxiques ou tout au moins un certain nombre d'entre eux, à des ferments solubles... Au fond, il est probale qu'une action toxique se résout en une action chimique, s'exerçant sur un des nombreux composés complexes qui entrent dans la constitution de l'être vivant, par exemple sur une des matières azotées du sang ou de la substance nerveuse (*loc. cit.*, p. 50, 51). »

Les travaux de Calmette, Phisalix et Bertrand, Marmier, etc., sur l'action que la chaleur, l'électricité, le filtre de porcelaine exercent sur les venins, ont nettement rendu ceux-ci comparables aux ferments solubles. Les mémoires tout récents de Simon Flexner et Hideyo Kotuchi, ceux de Phisalix, de Calmette (2), démontrant la présence, dans les venins d'Ophidiens venimeux, de substances à pouvoir hémolytique considérable, ceux de Sachs sur l'arachnolysine, s'ajoutent pour rendre tout à fait vraisemblable cette proposition que l'action toxique des venins est une action enzymotique (*). Dans la première partie de ce travail, en montrant que les processus cytogénétiques sont identiques dans les cellules à venin et à enzyme, j'ai ajouté un argument cytologique aux arguments physiques et physiologiques qui permettaient de penser que les enzymes et les venins sont des substances identiques. J'ai voulu, dans cette seconde partie, simplement chercher à déterminer si dans les venins, parallèles à l'enzyme ou aux enzymes dont l'activité se manifeste par les accidents toxiques, distincts de ces enzymes (**), il n'existait pas d'autres corps dont

(*) Dans sa note à l'Académie des Sciences, Phisalix est très affirmatif, et démontre que l'action hémolytique est due à une oxydase : « Avec le venin de Vipère, l'hémoglobine se transforme très rapidement en méthémoglobine. Quelle est donc dans le venin de Vipère, la substance dont l'action est si comparable à celle d'un ferment? Serait-ce l'échidnase?

« ... L'échidnase agit donc comme un ferment oxydant pour transformer l'hémoglobine en méthémoglobine, et de fait elle donne avec la teinture de gaïac la réaction des oxydases. » (*C. R. Acad. Sc.*, 28 juillet 1902, t. CXXXV, p. 257.)

(**) Les travaux de Em. Bourquelot (8 et 9), ceux de Fischer, ont en effet démontré que, à chaque ferment est dévolu une action spécifique.

l'action fût analogue à celle que certains ferments connus exercent sur des substances de composition chimique définie : amidon, saccharose, glucosides, etc.

Une pareille étude déjà fut tentée. Depuis Fontana qui, le premier, remarqua que, « chez les Grenouilles et autres animaux frappés du venin de la Vipère, leurs chairs s'amollissent bien plutôt qu'à l'ordinaire, au point de se rompre pour peu qu'on les touche et de se détacher elles-mêmes des os», et en concluait que « peut-être cette liqueur dans la Vipère est-elle nécessaire à la digestion de cet animal », quelques anatomistes ou physiologistes : Rudolphi, Leydig (*), Emery (**) abondent dans le même sens; d'autres, avec Owen (***) et Milne-Edwards n'attribuent à la salive des Ophidiens qu'une action mécanique dans la déglutition de ces Reptiles. Les uns et les autres ne basent leur opinion que sur des faits d'observation pure, sans aucun contrôle expérimental. Il faut arriver à de Lacerda pour trouver des expériences sur ce sujet. Cet auteur remarque que le venin des Serpents du Brésil coagule le lait, dissout la fibrine et le blanc d'œuf coagulé. Tout récemment, Wehrmann, dans une étude faite avec soin du pouvoir digestif du venin de Cobra, conclut de ses expériences que le venin « peptonise la fibrine, bien que faiblement » (****).

(*) Leydig s'exprime ainsi : « *Speicheldrüsen :* diese worden vorgestellt... das Epithel erinnert an die Zellen der Labdrüsen im Magen, und die Beobachtung lebender Thiere lehrt, dass ihr Speichel schon eine bedeutende Verdauungskraft besitzen müsse. *Giftdrüse :* ...aber trotzdem zeigt das Secret oder das Gift mit dem Speichel darin Verwandtschaft, dass hier die verdauende Kraft aufshuchste gesteigert ist, wie dem auch der Leichnam vergifteter Thiere sehr schnell in Faulniss übergeht... »

(**) Emery n'est pas moins affirmatif : « Non si conosce ancora appieno la natura chimica del veleno dei Serpenti... debbano esistere (in specie presso alcuni solenoglifi) fermente digestivi assai potente, ai quali sino dovuti forse la rapida decomposizione dei tessuti dell' animale avvelenato e i flemmoni con vaste distrazioni che furono osservati in talimi casi, in cui l'avvelenamento non ebbe esito mortale... »

(***) Owen dit : « In all Reptiles the secretions entering the mouth rather mucous and mechanical in function than truly salivary, as exercising any alterant influence on the nature of the food. »

(****) Bottard, dans son étude de l'appareil à venin de la Murène Hélène, signale que, outre son action toxique, le venin possède des propriétés

Mais ces substances, qui, physiquement et d'après leur genèse cytologique, paraissent s'identifier avec les zymases, jouissent-elles d'une action zymotique vraie ? C'est pour essayer de répondre à cette question que j'ai entrepris les recherches suivantes :

§ 2. — Recherche de l'amylase, de l'inulase et de l'invertine.

1° *Glandes labiales des Couleuvres.* — Les premières recherches que j'ai exécutées dans cet ordre d'idées ont été faites avec des glandes labiales de la Couleuvre *Zamenis viridiflavus* Latr.

Après avoir, par différents procédés, vainement essayé de recueillir la salive mixte de ce Reptile, force fut de m'adresser au tissu glandulaire lui-même.

L'animal reçoit au préalable 2 centigrammes de nitrate de pilocarpine en injection hypodermique, et c'est seulement une demi-heure après ce traitement, alors que les phénomènes de ptyalisme sont déjà très prononcés, que les glandes labiales inférieure et supérieure du côté droit ont été enlevées. J'obtiens ainsi 18 centigrammes de tissu glandulaire, auquel j'applique, modifiée comme suit, la méthode générale de von Wittich pour l'extraction des diastases : après un rapide lavage à l'eau, les glandes sont placées pendant trois heures dans l'alcool à 70 degrés; elles sont ensuite séchées dans un courant d'air, pulvérisées et épuisées par 6 centimètres cubes d'un mélange d'eau et de glycérine à

digestives puissantes et « sur le Poisson mort depuis quelque temps déjà, on trouve toutes les parois de la glande digérées ; les os palatins sont alors mis à nu, la muqueuse ayant été dissoute complètement, de même que le tissu fibreux unissant les dents à l'os palatin » ; cette observation, comme celle des premiers auteurs sur le venin des Ophidiens Solénoglyphes, ne repose sur aucune base sérieuse ; il est assez probable que, dans le cas de la Murène, la digestion, si digestion il y a, est due au passage du contenu stomacal, imprégné de suc gastrique, dans l'œsophage et la cavité buccale, comme l'a fait observer Yung chez d'autres Poissons. L'observation récente du professeur H. Coutière, démontrant la non-existence d'appareil venimeux chez la Murène Hélène rend évidente cette interprétation.

parties égales. Au bout de douze heures, le tout est jeté sur un filtre et le résidu traité par 10 centimètres cubes d'eau à 30 degrés, stérile.

Les deux filtrats sont réunis; j'avais ainsi 13 centimètres cubes de liquide glycériné, qui sont, après dialyse et évaporation dans le vide sur SO^4H^2, réduits au volume primitif de 6 centimètres cubes. C'est avec cette solution que j'ai entrepris les essais suivants.

Trois petits flacons d'Erlenmeyer A, B, C, stérilisés, reçoivent chacun 20 centimètres cubes d'un empois d'amidon de fécule à 1 p. 100 (dans NaFl, 1 p. 100), plus 10 gouttes d'eau iodée à saturation, de façon à obtenir une coloration bleue intense, et 2 centimètres cubes de la solution à essayer.

A est placé à l'étuve à 35 degrés;

B est placé à l'étuve à 35 degrés, après addition de 2 gouttes d'HCl à 1 p. 100;

C est laissé à la température du laboratoire, soit 12 degrés.

Dans ces conditions, les faits observés sont les suivants :

Flacon A. — Décoloration de l'empois en vingt-cinq minutes, — à ce moment, une prise d'essai ne réduit pas la liqueur de Fehling, — et recoloration en bleu par l'iode.

Après six heures, pas de réduction, coloration rouge avec l'iode du filtrat de la prise d'essai.

Après douze heures, le contenu du flacon est filtré, le liquide obtenu traité par l'alcool à 90 degrés, donne :

1° *Un précipité*, soluble dans l'eau et coloré en pourpre par l'iode;

2° *Une liqueur*, qui, évaporée à basse température, laisse un faible résidu soluble dans l'eau, et réduisant le réactif cupro-potassique.

Flacon B. — Décoloration de l'empois d'amidon en trente minutes.

Après six heures, pas de réduction, coloration bleue violacée du filtrat de la prise d'essai.

Après douze heures, et traitement par l'alcool, on obtient :

1° *Un précipité*, soluble dans l'eau et se colorant en rose pâle par l'iode;

2° *Une liqueur*, sans action sur le réactif cupro-potassique.

Flacon C. — Décoloration de l'empois en une heure vingt-cinq.

Après six heures, pas de réduction, coloration bleue par l'iode.

Après douze heures, et même traitement que dans les deux premiers cas, on a :

1° *Un très léger précipité*, soluble dans l'eau et coloré en rose violet par l'iode;

2° *Une liqueur* qui décolore légèrement le réactif de Fehling, mais sans y faire apparaître de réduction appréciable.

Dans les trois cas, j'avais, à côté du flacon d'Erlenmeyer, disposé un tube à essai témoin, contenant un empois de même solution, même réaction et coloration identique. Je n'ai observé de changement de teinte que dans le tube témoin correspondant au flacon B, où, après douze heures, l'emploi était légèrement décoloré.

Ces données préliminaires ne me permettaient pas de conclure encore d'une façon définitive à la présence dans les glandes labiales du Reptile en expérience de zymases liquéfiante et hydrolysante, mais pourtant il semblait sans pour cela faire trop large place à l'hypothèse qu'il y eut lieu de les y rechercher.

Ces premières recherches furent étendues aux glandes de deux autres Couleuvres : *Tropidonotus natrix* et *Tropidonotus viperinus*, et à celle de la *Vipera aspis*. Je me servais cette fois, non plus d'un extrait total des glandes salivaires, mais d'un extrait particulier à chaque groupe glandulaire. Les glandes, traitées comme précédemment étaient épuisées par une solution de NaFl à 2 p. 100, en quantité telle qu'à un centimètre cube de solution fluorée correspondait $0^{gr},01$ de tissu glandulaire.

GLANDES.	ESSAIS.	CONDITIONS de l'expérience.	SOLUTION DANS L'EAU du précipité obtenu par l'alcool.		SOLUTION ALCOOLIQUE après évaporation et dissolution dans l'eau du résidu.		
			Eau iodée.	Tannin.	Fehling.	Barfoed.	Phényl-hydrazine.
Parotides.	A	40°	Coloration violacée.	Pas de précipité.	Décoloration.	Négatif.	Négatif.
	B	40° + 1cc HCl N/10.	Brun-acajou.	Léger louche.	»	»	»
	C	18°	Coloration pourpre.	Pas de précipité.	Décoloration.	»	»
Glandes labiales inférieures et supérieures	A′	40°	Coloration rose.	Pas de précipité.	Précipité léger d'oxydule.	?	Positif.
	B′	34°	Coloration pourpre.	Négatif.	Décoloration.	Négatif.	Négatif.
	C′	0-4°	Coloration bleue.	Précipité abondant.	Négatif.	»	»
	D	40° + 1cc HCl N/10.	Rose.	Négatif.	»	»	»
Glandes linguales.	A	40°	Col. bleue.	Précipité.	»	»	»
	B	24°	—	—	»	»	»
	C	18°	—	—	»	»	»

2° *Glandes de Tropidonotus viperinus.* — J'ai résumé dans le tableau suivant les résultats obtenus ; les expériences ont été exécutées de façon exactement semblable aux précédentes. Après soixante-douze heures de digestion, en présence de NaFl à 1 p. 100.

L'empois d'amidon (blé, riz, maïs ou fécule) qui servait aux digestions était préparé de la façon suivante : sur 1 gramme d'amidon desséché à basse température, on verse 100 centimètres cubes d'eau fluorée (NaFl à 1 p. 100) à 80 degrés et on laisse refroidir ; on obtient ainsi un liquide tenant en suspension les grains d'amidon gonflés ; ceux-ci ne tardent pas à se déposer en une couche glaireuse ; on rend par agitation l'empois homogène au moment de la répartition dans les flacons d'essai ; en opérant ainsi, on obtient toujours un empois négatif au réactif cupro-potassique. Les essais effectués au cours d'une expérience avaient lieu sur 20 centimètres cubes de l'empois addi-

tionnés de 2 centimètres cubes de la solution fluorée.

Dans le tableau ci-dessus sont énumérés les résultats concernant l'action des glandes salivaires de *Tropidonotus Natrix* (à jeun) après soixante-douze heures de digestion.

GLANDES.	CONDITIONS de l'expérience	EMPOIS d'amidon de blé.	GLYCOGÈNE.	INULINE.	SACCHAROSE.
Parotides.					
Réaction neutre.....	40°	Négatif.	Négatif.	Négatif.	Négatif.
Glandes labiales sup. et inf., réact. neutre. *A.*	40°	—	—	—	—
Id. *B.*	24°	—	—	—	?
Groupe lingual.....	40°	—	—	—	—

Dans une seconde série d'expériences, je me suis mis à l'abri des causes d'erreur pouvant provenir soit de l'état de jeûne, soit de l'excitant sécrétoire, en me servant cette fois de glandes extirpées à des Couleuvres suffisamment alimentées. J'ai, de plus, étendu cette étude à d'autres hydrocarbonés : inuline, glycogène, saccharose.

Les résultats ci-dessous ont été observés sur des digestions toutes effectuées en milieu neutre, mais à des températures variables; le temps de digestion a été de soixante-douze heures.

A. Parotides. — 1° *Amidon*. — Avec la liqueur de Fehling, on obtient un léger précipité d'oxydule, mais avec la phénylhydrazine en solution acétique il n'est pas obtenu d'osazone.

2° *Glycogène*. — L'essai a porté sur 20 centimètres cubes d'une solution à 1 p. 100 de glycogène pur, sans action sur le réactif cupro-potassique. Au sortir de l'étuve, on porte à l'ébullition, on précipite par l'acétate de plomb; la liqueur obtenue, débarrassée de l'excès de plomb par le sulfate de soude ne réduit pas la liqueur cupro-potassique ; elle est sans action sur les réactifs de Knapp et de Barfœd et sur la phénylhydrazine.

3° *Saccharose.* — L'essai a été fait sur 20 centimètres cubes d'une solution à 1 p. 100 de saccharose non réducteur; déjà, après vingt-quatre heures d'étuve à 40 degrés, on observe au réactif cupro-potassique un précipité d'oxydule; après soixante-douze heures, la réduction est évidente et la phénylhydrazine nettement positive, le champ du microscope est criblé de petits cristaux en épis de phénylhydrazone fusible à 204 degrés.

4° *Sur l'inuline.* — Les essais en présence de NaFl à 1 p. 100 sont négatifs.

B. Glandes labiales inférieures et supérieures. — 1° *Amidon.* — L'iode donne les réactions des dextrines, mais on ne peut constater l'existence d'un suc réducteur.

2° *Glycogène et Inuline.* — Résultats négatifs.

3° *Saccharose.* — L'interversion du sucre de canne se produit; on peut le constater après vingt-quatre heures aux températures de 37 degrés et de 24 degrés; à 4 degrés, l'action est nulle; si on porte à l'étuve un essai ayant primitivement été exposé à de basses températures (4°-10°) pendant une durée variable (six à vingt-quatre heures), ce n'est ensuite qu'après cinq et quinze jours d'étuve que l'on peut constater la présence d'un sucre réducteur dans l'essai (*).

C. Groupe Lingual. — Aucune action.

3° *Glandes de vipères aspis.* — C'est un fait acquis que le venin des reptiles ne saccharifie pas l'amidon; en 1884, de Lacerda l'a constaté; plus récemment, Wehrmann a obtenu, lui aussi, des résultats négatifs; cet auteur a pu voir, par contre, l'interversion du sucre de canne.

A. Parotides (glandes à venin). — a. *Action sur l'amidon.* — Dans trois flacons A, B, C stériles, on verse 20 centimètres cubes d'empois et 5 centimètres cubes d'une solution

(*) Ces résultats me permettent-ils de conclure à la présence d'une invertine ? On sait que l'invertine conserve à 4 degrés son action; il faudrait donc supposer la présence dans ces glandes d'une invertine différente de celle que l'on connaît. Il y a lieu de penser plutôt que la faible réaction acide du macéré glandulaire est suffisante pour, aux températures de 24° et 37°, hydrolyser la saccharose.

diastasique obtenue en faisant macérer six glandes à venin fraîches dans 25 centimètres cubes d'eau fluorée (1 p. 100) pendant vingt-quatre heures.

On place A à l'étuve à 40 degrés, B à 18 degrés, C est mis à l'étuve et reçoit 5 centimètres cubes de solution diastasique chauffée à 75 degrés et filtrée à la bougie.

Après quatre jours d'action, l'alcool donne dans les trois essais un précipité notablement plus abondant en A et en C qu'en B; ce précipité n'est pas constitué par de l'amidon soluble, car, sur une autre partie de la liqueur, ni le tannin, ni le réactif de Soldaïni ne donnent de précipités, tandis qu'on obtient une décoloration du réactif de Fehling; de plus, de l'eau iodée ajoutée goutte à goutte est décolorée en A et C qui restent incolores (achroodextrines); en B, on obtient une coloration pourpre (érythrodextrines).

Des empois d'amidon de blé, de riz, de maïs et de fécule ont donné des résultats identiques.

Quel que soit l'amidon employé, il n'y a donc pas eu saccharification, mais il y a commencement de désagrégation de la molécule amylacée et formation de dextrines (que l'on caractérise par hydrolyse avec HCl, saturation par CO^3HNa, et formation de glucosazone; on recueille les cristaux d'osazone en soumettant la liqueur chaude à la force centrifuge).

b. *Action sur l'inuline.* — Négative.

c. L'*action sur le glycogène* est intéressante; on a fait agir 10 centimètres cubes d'une macération de quatre glandes à venin dans 20 centimètres cubes d'eau fluorée à 1 p. 100, sur 20 centimètres cubes d'une solution de glycogène à 1 p. 100 dans NaFl à 1 p. 100; à l'étuve à 40 degrés. Après quatre jours de digestion, la solution a perdu son opalescence; au bout de huit jours, la solution filtrée ne se colore plus par l'iode et précipite par l'alcool (formation d'achrooglycogène). Une autre partie de la liqueur traitée par le sous-acétate de plomb, filtrée et traitée par SO^4Na^2, réduit le réactif de Fehling, mais est *négative* au réactif de Barfœd;

sur une troisième partie de la liqueur, la phénylhydrazine donne par refroidissement un précipité qui, soumis à la force centrifuge et recueilli au moyen d'une pipette, se montre constitué par de fines aiguilles de maltosazone fusibles à 206°,5.

d. *Action sur la saccharose.* — En présence de NaFl à 1 p. 100, l'action est lente après quarante-huit heures d'étuve à 40 degrés, le réactif de Fehling est positif; à 19 degrés, la réduction n'apparaît pas.

B. Glandes labiales inférieures et supérieures. — Avec ces glandes, je n'ai observé aucune action sur l'*amidon* cru, ou à l'état d'empois, sur l'*inuline* et le *glycogène*.

Sur la *saccharose*, on constate une interversion légère, manifestée seulement après six jours d'étuve à 40 degrés, et dix jours à 21 degrés.

C. Groupes des glandes linguales. — Un extrait des glandes linguales antérieures, prélinguales et de la glande de Bisogni s'est montré de tous points inactif sur les hydrates de carbone employés dans les expériences précédentes.

Action du venin de cobra. — 1° *Action sur l'empois d'amidon de blé.*

Protocole.

On dispose les essais suivants, en présence de thymol :

A. 10cc empois d'amidon à 1 p. 100 + 0,0001 de venin filtré à la bougie.
B. 10cc empois + 0,0002 venin filtré à la bougie.
C. 10cc empois + 0,0005 venin filtré à la bougie.
D. 10cc empois + 0,001 venin filtré à la bougie.
E. 10cc empois + 0,001 venin filtré à la bougie et chauffé à 75° pendant une demi-heure.
F. 10cc empois + 0,001 venin filtré au papier, — chauffé à 56°.

Les essais à la phénylhydrazine après soixante-douze heures d'étuve à 40° sont tous négatifs. L'examen des eaux de lavage a donné en A, B, C, D et F un précipité par l'alcool surtout abondant en F et en D. Ce précipité redissous dans l'eau se colore en bleu pâle en A, B, C, en D on a obtenu une coloration acajou, en F une coloration rose

violet. La liqueur E n'a donné qu'un très léger louche sans précipité apparent.

2° *Action sur l'inuline et le glycogène.* — En présence de thymol, des essais semblables aux précédents ont donné des résultats négatifs; le glycogène a fourni pourtant des cristaux d'osazone avec l'essai correspondant à l'essai F.

3° *Action sur la saccharose.* — En présence de thymol.

Protocole.

On dispose les essais suivants en présence de thymol :

A 40°.
- A. Saccharose 0,10 + venin filtré à la bougie 0,0005 + eau stérile 10cc.
- B. Saccharose 0,10 + venin filtré au papier et chauffé à 56° 0,0005 + eau stérile 10cc.
- C. Saccharose 0,10 + venin filtré à la bougie et chauffé à 75° + eau stérile 10cc.
- D. Saccharose 0,10 + venin filtré à la bougie et chauffé à 100° + eau stérile 10cc.

et une seconde série semblable à 24°, en présence de thymol.

A 24-20°.
- *a.* Saccharose 0,10 + venin filtré à la bougie 0,0005 + eau stérile 10cc.
- *b.* Saccharose 0,10 + venin filtré au papier et chauffé à 56° + eau stérile à 10cc.
- *c.* Saccharose 0,10 + venin filtré à la bougie et chauffé à 75° + eau stérile 10cc.
- *d.* Saccharose 0,10 + venin filtré à la bougie et chauffé à 100° + eau stérile 10cc.

Les résultats après six jours d'étuve, les dosages étant faits à la liqueur de Fehling étendue de trois fois son volume d'eau sont :

A — 0,03.	*a* — positif à la phénylhydrazine.
B — 0,03.	*b* — 0,04.
C — } réduction inappréciable.	*c* — } négatif au réactif de Fehling et à la phénylhydrazine.
D — } réduction inappréciable.	*d* — } négatif au réactif de Fehling et à la phénylhydrazine.

Ces résultats ne permettent pas d'en tirer la conclusion de la présence d'une invertine.

Action amylolytique des venins de Scorpion et de Scolopendre. — Tous les essais sur l'amidon, cru ou à l'état d'empois ont été négatifs, à 40°, 37 et 25-26°.

Négatifs aussi les essais sur le glycogène, l'inuline, le saccharose et le lactose.

En résumé : 1° Les macérés de *glandes parotides* de Couleuvres *Tropidonotus natrix* et *Trop. viperinus* n'hydrolysent ni l'amidon, ni le glycogène, ni l'inuline. Les parotides de *Vipera aspis* n'hydrolysent ni l'amidon, ni l'inuline, mais peuvent agir sur le glycogène. Les glandes de ces trois animaux, de même que les solutions de *venin de cobra* pur intervertissent parfois la saccharose, mais les réactions quantitatives sont si minimes qu'il est impossible d'y reconnaître l'action d'une invertine.

2° Le groupe des glandes *labiales proprement dites* (inférieures et supérieures) est sans aucune action sur les hydrates de carbone.

3° Avec le groupe lingual tous les essais sont également négatifs.

Il n'existe donc pas de zymase amylolytique dans les cellules des glandes de la tête des Ophidiens (*T. viperinus*, *T. natrix* et *Vipera aspis*). Il n'y existe pas non plus d'invertine, ni d'inulase.

J'ajoute qu'ayant essayé de soumettre au régime amylacé exclusif et intensif des Couleuvres à collier, je n'ai pu conduire pendant une période de temps suffisante aucun de ces élevages ; les animaux en question se montrent jusqu'ici essentiellement réfractaires à pareille alimentation.

§ 3. — Recherche de la protéase.

J'ai repris les expériences de Wehrmann (*loc. cit.*) en me servant d'une méthode non plus qualitative mais quantitative, dont le principe consiste essentiellement, étant donné un poids p de substance albuminoïde contenant X azote, à déterminer la quantité d'azote non digéré après un temps t. Pour cela, je me suis servi de la méthode de Beckmann dans laquelle on insolubilise les albuminoïdes non digérés en portant à sec le liquide qui les contient,

après addition d'aldéhyde formique. Le résidu est épuisé par 500 centimètres cubes d'eau bouillante. On effectue ainsi la séparation des produits de digestion. Le dosage est fait par la méthode de Kjeldahl.

Ces expériences ont porté sur la caséine, l'albumine du sérum de Chien ou de Bœuf et la fibrine.

A. Glandes parotides de la Vipère. — 1° *Action sur la caséine*. — Je me suis servi dans ces recherches d'une solution de caséine dans l'eau de chaux à 2 grammes de caséine pour 100 centimètres cubes d'eau de chaux officinale, et d'une macération de glandes à venin de Vipère : six glandes à venin dans 6 centimètres cubes de glycérine à 30 degrés thymolée.

Protocole.

Essai I. — Réaction : neutre à la phénolphtaléine + 10cc solution de caséine + 1cc macération venin + thymol.

Essai II. — Réaction : 1cc NaOH N/10 + 10cc solution caséine + 1cc venin + thymol.

Essai III. — Réaction : 3/10cc HCl N/10 + 10cc solution caséine + 1cc venin + thymol.

Essai IV. — Réaction : 1cc 7/10 HCl N/10 + 10cc solution caséine + 1cc venin + thymol.

Tous ces essais sont portés à 40 degrés et maintenus pendant cinq jours.

Pendant ce temps, les phénomènes observés sont les suivants :

Essai I. — Deux heures après mise à l'étuve, la caséine est coagulée au fond du flacon, le liquide surnageant est limpide; ce liquide, après cinq jours, est devenu jaunâtre et contient des flocons de caséine non dissoute.

Essai II. — La caséine reste dissoute pendant les vingt-quatre premières heures d'étuve ; après trente heures, elle est coagulée en grumeaux volumineux; après cinq jours, les grumeaux sont légèrement érodés sur les bords, la liqueur surnageante et limpide.

Essai III. — Après huit heures d'étuve, précipité grenu de caséine; après cinq jours, les grains de caséine se sont réunis et forment des filaments ou de volumineux amas; liqueur surnageante limpide jaune clair.

Essai IV. — Dès l'addition de HCl, la caséine est précipitée ; l'essai ne change pas d'aspect.

Après cinq jours, on retire de l'étuve, on applique la

méthode de Beckmann, le liquide provenant du lavage de la caséine est conservé pour les essais qualitatifs.

Le dosage de l'azote a donné :

	Azote insolubilisée	
	Témoin.	Essai.
	—	—
	milligr.	milligr.
Essai I	39,4	18,33
Essai II	39,1	19,018
Essai III	38,5	18,132
Essai IV	37,4	29,42

Examen du liquide de lavage. — La réaction du biuret est faible mais pourtant positive dans les essais I et IV ; la réaction de l'eau de brome et la tyrosinase sont négatives.

2° *Action sur le sérum de bœuf.* — *Protocole.* — On se sert d'une solution de sérum de Bœuf dans l'eau distillée.

Eau distillée thymolée	4cc.
Sérum	1cc.

Avec cette dilution, on prépare deux mélanges contenant chacun 120 centimètres cubes de dilution + 24 centimètres cubes d'une macération dans l'eau thymolée de huit glandes à venin; dans le mélange témoin, cette macération a été chauffée, elle est active dans l'autre. Avec quelques gouttes de PO^4H^3 on amène chaque mélange à la neutralité au méthylorange, on distribue ensuite dans des flacons d'essai à raison de 24 centimètres cubes et on dispose deux séries d'essais auxquels on ajoute des quantités variables d'acide PO^4H^3 ou d'alcali NaOH N/10. On ramène à volume égal avec de l'eau distillée; après huit jours d'étuve, on neutralise et on procède au dosage de l'azote non digéré.

Essai I. — Acide au méthylorange — contient 3cc PO^4H^3 libre.
Essai II. — Neutre au méthylorange — contient des monophosphates.
Essai III. — Acide au tournesol — contient un mélange de mono- et de biphosphates.
Essai IV. — Neutre à la phénolphtaléine — contient des biphosphates.
Essai V. — Alcalin à la phénolphtaléine — contient des triphosphates.

Ces essais sont additionnés d'un cristal de thymol.

Sans entrer dans le détail des faits observés, les réactions finales sont :

NUMÉROS DES ESSAIS.	AZOTE INSOLUBILISÉ en milligrammes.		RÉACTION DE L'EAU de lavage.		
	Témoins.	Essais.	Biuret.	Eau de brome.	Tyrosinase.
I	61,074	54.06	—	—	—
II	62,81	37,4	+	—	—
III	61,51	50,80	—	—	—
IV	62,80	26,23	+	—	—
V	61,08	38,5	?	—	—

3° *Action sur la fibrine. — Protocole.* — On se sert de fibrine de porc essorée ; chaque essai en reçoit un gramme et on ajoute 20 centimètres cubes d'une macération de 6 glandes de Vipère dans 60 centimètres cubes d'eau thymolée.

On passe à l'étuve après avoir déterminé dans chaque flacon les réactions suivantes au moyen de HCl N/10 ou de NaOH N/10.

Essai I. — Neutre au tournesol.
Essai II. — Acide au tournesol, 1cc HCl N/10.
Essai III. — Alcalin au tournesol, 1cc NaOH N/10.

Après dix jours d'étuve à 40 degrés.

Dans l'essai I, la fibrine est partiellement dissoute ; le flacon témoin ne montre pas trace de dissolution.
Essai II. — Fibrine gonflée, presque gélifiée.
Essai III. — Fibrine légèrement gonflée.

L'examen polarimétrique des liquides a donné au bout de ce temps, pour un tube longueur $l = 5$, les résultats suivants :

	Témoins.	Essais.
Essai I	$\alpha_D = 0$	$\alpha_D = -2'$
Essai II	α = entre 0 et $-2'$	$\alpha_D = -4'$
Essai III	$\alpha_D = 0$	$\alpha_D = 0$

Les essais qualificatifs sont tout aussi instructifs sur

l'action négative. L'acide azotique précipite légèrement I et II ; l'eau de brome donne avec II un précipité abondant ; la tyrosinase est partout négative.

B. Glandes labiales inférieures et supérieures de Vipera aspis. — 1° *Action sur la caséine*. — On se sert de la même solution de caséine que précédemment, et d'une macération de 8 glandes labiales inférieures et 8 glandes labiales supérieures dans 8 centimètres cubes d'eau thymolée.

Protocole.

Essai I. — 10cc caséine dans l'eau de chaux + 1cc de macération glandulaire + 1cc 7/10 HCl N/10.
Essai II. — 10cc solution caséine + 1cc macération + 5/10 N/10 HCl.
Essai III. — 10cc solution caséine + 1cc macération + 0.
Essai IV. — 10cc solution caséine + 1cc macération + 3/10 NaOH N/10.
Essai V. — 10cc solution caséine + 1cc macération + 1cc NaOH N/10.

Tous ces essais sont additionnés d'un cristal de thymol. L'examen des phénomènes donne :

Essai I. — Après quatre jours d'étuve à 40 degrés, la caséine précipitée forme des petits flocons déchiquetés sur les bords et nageant dans un liquide lactescent ; quelques flocons sont attachés aux parois du récipient, à la partie supérieure du liquide. Le flacon témoin n'a rien de particulier, sauf quelques grumeaux de caséine. Après cinq jours, les choses sont dans le même état.

Essai II. — Après quatre jours, la caséine est coagulée en couche uniforme présentant à sa surface des aspérités dues à des caillots de caséine englobés dans le coagulum ; en agitant le flacon, la pellicule de caséine ne se détache pas, le liquide est légèrement jaunâtre.

Essai III. — La caséine est comme précédemment coagulée en une pellicule continue qui, par agitation, se détache en larges lambeaux flottant dans l'intérieur ou à la surface du liquide ; le liquide est blanc grisâtre ; le flacon témoin présente un aspect semblable.

Essai IV. — Même aspect que le précédent, avec cette différence que le liquide est ici de couleur jaune-paille et trouble. Au bout de cinq jours, la caséine est entièrement dissoute dans le flacon d'essai, presque complètement aussi dans le témoin.

Essai V. — Même aspect que dans le IV. — Après cinq jours d'étuve, le Kjel dahl donne :

	Azote insolubilisé en milligr.	
	Témoin.	Essai.
I. Acide 1cc 7/10 HCl N/10	38,4	23,84
II. Acide 3/10 HCl N/10	38,8	21,78
III. Neutre	39,0	12,30
IV. Alcalin 3/10 NaOH N/10	37,3	13,80
V. Alcalin 1cc NaOH N/10	37,1	21,70

Avec l'eau de lavage, tous les essais (biuret, eau de brome et tyrosinase) ont été négatifs.

2° *Action sur le sérum de bœuf.* — On emploie la même macération et une solution semblable à celle employée pour la glande à venin. Les opérations ont été conduites exactement comme les précédentes se rapportant à la parotide. On a opéré en présence de thymol.

Le dosage d'azote et les essais qualificatifs :

NUMÉROS DES ESSAIS.	AZOTE INSOLUBILISÉ en milligrammes.		RÉACTION DE L'EAU de lavage.		
	Témoins.	Essais.	Biuret.	Eau de brome.	Tyrosinase.
I	62,0	60,1	—	—	—
II	62,81	39,6	—	—	—
III	61,6	42,3	—	—	—
IV	62,8	38,1	—	—	—
V	61,7	39,9	—	—	—

3° *Action sur la fibrine.* — Huit glandes labiales inférieures et supérieures sont mises en macération dans 30 centimètres cubes d'eau distillée thymolée pendant trente-six heures; au bout de ce temps, on divise en trois parties égales et on ajoute à chaque 10 centimètres cubes, 1 gramme de fibrine; on laisse en contact pendant vingt-quatre heures à la température du laboratoire, et seulement alors on fait varier la réaction des milieux et on porte à l'étuve à 40 degrés. Après cinq jours de digestion en présence de thymol, l'examen polarimétrique donne les résultats suivants :

Pour un tube de longueur $l = 5$ centimètres :

	Essai.	Témoin.
Essai I. — Acide au méthylorange, 1cc HCl N/10..	$\alpha_D = -8'$	$\alpha_D = -2'$
Essai II. — Neutre au tournesol	$\alpha_D = -3'$	$\alpha_D = 0$
Essai III. — Alcalin à phénol ph., 3cc NaOH N/10...	$\alpha_D = 0$	$\alpha_D = 0$

Les essais qualificatifs montrent que :

En I, l'acide azotique détermine un précipité notable ; le

ferrocyanure acétique précipite, la réaction du biuret est positive; avec l'eau de brome, on obtient un précipité jaune orange qui se redissout en donnant au liquide une coloration jaune-soufre; à la trentième goutte d'eau de brome, le précipité ne se redissout plus, le liquide a pris une coloration jaune-paille.

L'essai à la tyrosinase est négatif.

En II et III, l'acide azotique donne seulement un louche; tous les autres essais sont négatifs.

C. Groupe lingual. — Des essais tentés avec le groupe lingual ayant été absolument négatifs sur la fibrine, je n'ai pas essayé le sérum ni la caséine.

Couleuvre. — Tropidonotus natrix.

A. Glandes parotides et labiales supérieures. — 1° *Action sur les albuminoïdes du sérum de chien.*

Protocole.

On prépare une dilution de sérum de chien à raison de 15 p. 100 :

Sérum de chien	15cc
Eau stérile thymolée	85cc

L'addition d'eau au sérum détermine un louche prononcé sans pourtant que la précipitation des globulines ait lieu; la dilution est partagée dans des fioles d'Erlenmeyer stériles, à raison de 15 centimètres cubes par fiole et l'on détermine par addition convenable de HCl N/10 ou de NaOH N/10 les réactions suivantes :

1. Acide au méthylorange.
2. Neutre au méthylorange.
3. Acide au tournesol.
4. Neutre au tournesol.
5. Alcalin au tournesol.
6. Neutre à la phénolphtaléine.
7. Alcalin à la phénolphtaléine.

Dans chacun de ces essais, on ajoute 1 centimètre cube d'une macération glycérinée (glycérine à 30°, 1 ; eau, 4) de glandes labiales supérieures de *Tropidonotus natrix*. Chaque centimètre cube correspond à 0gr,02 de tissu glandulaire

desséché à basse température. Chaque essai est rendu stérile en portant, pendant trois jours consécutifs, une demi-heure chaque jour à 56°. A chaque fiole, sont joints deux témoins, ayant tous deux reçu de la macération glandulaire, le premier (*a*) sert au dosage avant la digestion, le second (*a'*) est porté à 100°. Les flacons d'essai et les témoins *a* et *a'* sont portés à l'étuve à 37° et laissés dix jours. La mise à l'étuve a été faite le 14 septembre 1901 à cinq heures du soir. Dans ces conditions, en présence de toluol les phénomènes obervés ont été les suivants :

Le 15 *septembre.* — Aucun changement d'aspect extérieur sauf en 6 (neutre à la phénolphtaléine) où l'albumine précipitée forme un volumineux dépôt blanchâtre.

Le 16. — On commence à remarquer un commencement de coagulation dans le tube 4 (neutre au tournesol), le liquide contenu dans ce tube se détache difficilement des parois du verre par agitation, il est notoire qu'une mince couronne d'albumine est coagulée; même chose d'ailleurs dans le tube 2 (neutre au méthylorange).

Les autres essais n'ont pas varié d'aspect.

Le 17. — L'essai 4 est complètement coagulé.

Le 18. — L'essai 2 montre un commencement manifeste de coagulation. Le coagulun de l'essai 4 est en voie de dissolution, le culot des albuminoïdes coagulées est en partie détaché des parois du flacon et nage dans un liquide jaune-paille.

Le 19. — Rien.

Le 20. — Le coagulum de l'essai 4 est dissous totalement. Le tube 5 est en période de coagulation.

Le 23. — La coagulation est produite en 5.

Le 25. — Le caillot du 5 est presque dissous. On retire de l'étuve, et on procède au dosage de l'azote comme précédemment.

NUMÉROS DES ESSAIS.	AZOTE EN MILLIGRAMMES.		
	En digestion.	Insolubilisé.	Digéré.
1	35,1	29,8	5,3
2	35,0	26,0	9,0
3	34,6	28,3	6,3
4	34,8	8,34	26,46
5	37,0	12,3	24,7
6	35,4	15,38	20,02
7	34,5	29,2	5,3

L'examen des eaux de lavage des essais, 4, 5, 6 a donné les résultats suivants :

Essai 4. — L'*eau de brome*, ajoutée à 15 centimètres cubes de filtrat ne détermine ni précipité, ni coloration jusqu'à concurrence de 11 gouttes. A la onzième goutte seulement, on obtient un très fin précipité granuleux, se rassemblant au fond du vase, la liqueur garde une légère teinte jaune verdâtre uniforme. Vingt-quatre heures après, le précipité est presque redissous, il l'est totalement après quarante-huit heures.

Tyrosinase. — Dans 10 centimètres cubes de filtrat, 3 gouttes de macération glycérinée de *Russula delica* déterminent une teinte rose qui s'accentue légèrement, devient brun faible, et ne varie plus même après six jours.

Le $SO^4(AzH^4)^2$, à saturation à froid, détermine un précipité notable.

L'*acide azotique* donne un précipité, soluble à chaud.

L'*acide phosphotungstique* donne un abondant précipité, qui après lavage est dissous dans une solution étendue de KOH. La réaction du Biuret, essayée sur cette solution, *est positive*.

Les essais 5 et 6 ont sensiblement donné les mêmes résultats avec l'eau de brome, les acides azotique, phosphotungstique et les solutions salines concentrées. Cependant la *tyrosinase* n'a déterminé aucune trace de coloration quelconque.

2° *Action sur la caséine* (*). — Je me suis servi d'une solution de caséine à 2 p. 100 dans l'eau de chaux, et de la même macération glandulaire que précédemment. On opère en présence de thymol.

Protocole.

Essai I. — Réaction : neutre à la phénolphtaléine + 1cc solution caséine + 1cc macération.

Essai II. — Réaction : 1cc NaOH N/10 + 10cc solution caséine + 1cc macération glandulaire.

Essai III. — Réaction : 3/10 HCl N/10 + 10cc solution caséine + 1cc macération.

Essai IV. — Réaction : 1cc 7/10 HCl N/10 + 10cc solution caséine + 1cc macération glandulaire.

Des flacons témoins additionnés de macération servent au dosage de l'azote avant la digestion; d'autres flacons ne contenant pas de macération et portés à 56°, pendant trois jours consécutifs, une demi-heure chaque jour, comme les flacons d'essai, sont disposés à l'étuve à 37°. On a laissé à l'étuve pendant dix jours.

Le dosage de l'azote pratiqué au bout de ce temps donne:

	Azote en milligrammes.	
	Témoin.	Essai.
Essai I	34,5	20,6
Essai II	35,0	26,4
Essai III	34,0	29,8
Essai IV	34,4	34,0

Examen du liquide de lavage, de l'essai I. — Réaction du biuret, faible, mais positive; les eaux de lavage précipitent

(*) Dans ces expériences comme dans celles qui précèdent, j'ai toujours préparé moi-même la caséine dont je me suis servi en opérant de la façon suivante : le lait étendu de cinq fois son volume d'eau était traité par l'acide acétique jusqu'à réaction acide au tournesol; le précipité de caséine était lavé à l'eau distillée, essoré et épuisé par de l'éther; le résidu était délayé dans l'eau et dissous par addition de sesquicarbonate d'ammoniaque; on dialyse la solution, et celle-ci est traitée à nouveau par l'acide acétique, le précipité est lavé à l'eau jusqu'à réaction neutre des eaux de lavage, épuisé par l'éther et desséché à basse température. La caséine obtenue était d'un blanc nacré, très soluble dans des solutions alcalines faibles.

par AzO^3H, le précipité est dissous à chaud; elles précipitent par le NaCl et le $SO^4(AzH^4)^2$ à saturation à froid ; la réaction de l'eau de brome et la tyrosinase sont négatives.

3° *Action sur l'ovalbumine coagulée.* — Un petit cube d'ovalbumine coagulée de $0^{gr},24$ a été soumis à la digestion à 37° en présence de thymol et de 6 centimètres cubes de solution glandulaire, représentant $0^{gr},12$ de glande desséchée.

Même après quinze jours d'étuve, le cube de caséine n'a pas varié d'aspect, les bords du cube ne sont même pas érodés.

4° *Action sur la fibrine.* — Quatre glandes labiales supérieures (parotide + labiale supérieure proprement dite), extirpées en prenant soin d'éviter tout contact de sang, sont mises à macérer dans 40 centimètres cubes d'eau thymolée, après écrasement au mortier de verre flambé. Après quarante-huit heures de macération, la solution thymolée a été divisée en 4 parties; à chaque 10 centimètres cubes, on ajoute 1 gramme de fibrine, on porte à l'étuve à 37°, après avoir fait varier la réaction des milieux. Après huit jours de digestion, l'examen polarimétrique donne:

	Essai.	Témoin.
Essai I. — Acide au méthylorange, 4^{cc} HCl N/10...	$\alpha_D = -2'$	$\alpha_D = 0$
Essai II. — Neutre au tournesol.....	$\alpha_D = -6'$	$\alpha_D = 0$
Essai III. — Acide au tournesol, 1^{cc} HCl N/10.....	$\alpha_D = 0$	$\alpha_D = 0$
Essai IV. — Alcalin à phénolph., 3^{cc} NaOH N/10....	$\alpha_D = 0$	$\alpha_D = 0$

B. Glandes labiales inférieures et linguales. — Des essais avec les glandes labiales inférieures et les glandes linguales ont été négatifs sur l'ovalbumine et sur la fibrine de porc.

L'*action sur la caséine* a été la suivante :

Je me suis servi ici du procédé de MM. Bourquelot et Hérissey. Chaque centimètre cube de macération correspondait à une glande *labiale inférieure* et à la totalité des *glandes linguales* (*).

(*) Les sublinguales et la glande de Bisogni, sont logées dans le fourreau de la langue; elles sont facilement obtenues en faisant sortir la langue du fourreau ; les prélinguales sont extirpées de même très commodément.

Protocole.

1. Lait dégraissé 20cc + macérat. de labiales infér. 1cc + 1cc eau éthérée.
2. — 20cc + macération de labiales 2cc.
3. — 20cc + macération de linguales 1cc.
4. — 20cc + macération de linguales 1cc + 1cc eau éthérée.
5. — 20cc + labiales 1cc + ébullition.
6. — 20cc + linguales 1cc + ébullition + 2cc eau éthérée.
7. — 20cc + eau glycérinée 1cc + 1cc eau éthérée.

Après huit jours d'étuve, en présence de thymol, la précipitation de la caséine a donné :

	Caséine en centigrammes.	
	Précipitée.	Digérée.
1	20,0	0,01
2	20,5	0,005
3	21,3	»
4	21,0	»
5	20,6	0,004
6	19,3	0,007
7	21,0	»

Aucune action protéo-hydrolytique n'a pu être observée avec les glandes labiales inférieures et les glandes linguales.

Les dosages étaient effectués sur 11 centimètres cubes du mélange (*).

Les venins de *Scolopendre*, de *Guêpe*, en solutions glycérinées, thymolées; le venin de *Scorpion* en solution filtrée à la bougie, ne m'ont donné sur l'ovalbumine coagulée, sur la fibrine et sur des tubes de sérum de chien coagulé que des résultats négatifs; le venin de *Cobra* également.

En résumé : 1° Si l'on fait agir à des températures de 37°, 40° ou 43° sur des substances albuminoïdes dissoutes, des solutions de venin de Cobra (Voy. chapitre II : *Action du venin de Cobra sur la pancréatine*) ou des extraits de glandes parotides et labiales de Couleuvre (*Trop. natrix*)

(*) Une seule expérience faite avec 2 centimètres cubes de solution glycérinée thymolée, de venin de Vive (six glandes recueillies sur animaux vivants), agissant sur des cubes d'albumine d'œuf, s'est montrée à 37° négative — même après six jours d'étuve — en présence de thymol.

et de Vipère (*Vip. aspis*), le venin désintègre la molécule albuminoïde de telle sorte que celle-ci reste soluble après addition d'aldéhyde formique et dessiccation à 105°, ou n'est plus précipitable par l'acide acétique (caséine).

2° Cette désintégration est favorisée par une faible alcalinité de milieu (neutre à la phénolphtaléine), ce qui semblerait rapprocher l'action des venins de celle de la trypsine ; elle donne lieu à des albumoses à réaction biurétique, précipitées par l'acide nitrique, le chlorure de sodium et le sulfate d'ammoniaque. L'hydrolyse n'atteint jamais le terme peptone.

3° Les venins de Vipère, de Vive, de Scolopendre et de Guêpe commune, en solutions glycérinées, thymolées, les venins de Cobra et de Scorpion en solutions filtrées à la bougie se montrent dépourvus de toute action protéo-hydrolytique sur les substances albuminoïdes coagulées (ovalbumine, albuminoïdes du sérum) et sur la fibrine ;

4° Il n'existe donc pas dans les venins examinés de substance à réaction enzymotique comparable à celle de la protéase.

§ 4. — Recherche de l'émulsine.

L'émulsine est fréquente dans les tissus des végétaux ; depuis la découverte de Robiquet et Boutron et le mémoire de Liebig et Wöhler, qui l'étudient dans les amandes amères, différents auteurs retrouvent ce ferment soluble dans plusieurs plantes Phanérogames. Le professeur Guignard en détermine la localisation pour les amandes et les feuilles de laurier-cerise. En 1893, le professeur Bourquelot l'isole dans l'*Aspergillus Niger* et un grand nombre de Champignons ; tout récemment Hérissey en démontre scientifiquement la présence dans les Lichens et quelques Gymnospermes. En ce qui concerne la présence de l'émulsine dans les tissus des animaux, les auteurs sont loin d'être aussi affirmatifs ; depuis l'époque où Laveran et Millon

observent que l'urine des malades ayant ingéré de la salicine contient de l'acide salicylique et de l'aldéhyde salicylique, Stædeler croit pouvoir annoncer que la diastase salivaire des vertébrés supérieurs, dédouble la salicine. Bougarel confirme les assertions de Stædeler démontrées fausses par Bourquelot, qui attribue aux microorganismes l'action en certains cas positive, de la salive sur les glucosides. Un peu plus tard, Fermi et Montisano voient en effet le dédoublement de l'amygdaline se produire avec plusieurs microbes, sans qu'il leur soit pourtant possible de déceler le glucose, mais seulement l'aldéhyde benzoïque ; ce fait est confirmé par Gérard avec les microorganismes de l'estomac du lapin.

Les ferments digestifs exercent-ils sur l'amygdaline une action hydrolysante? D'après Cl. Bernard, l'ingestion stomacale de l'amygdaline est nocive seulement si on l'accompagne d'ingestion simultanée d'émulsine ; cette opinion est contredite par Moriggia et Ossi, qui de leurs expériences concluent à la nocivité de l'amygdaline, ingérée dans l'estomac, et ceci spécialement chez les Herbivores. Ces auteurs attribuent encore au suc entérique la propriété de dédoubler l'amygdaline en glucose, acide cyanhydrique et aldéhyde benzoïque. Gérard (*loc. cit.*) confirme ces expériences pour l'intestin grêle du Lapin. La recherche de l'émulsine chez les Invertébrés n'a donné à Bourquelot que des résultats négatifs pour les Céphalopodes. Achalme n'a pas non plus rencontré ce ferment dans le pus expérimental provoqué par l'injection d'essence de térébenthine.

J'ai recherché ce ferment dans les glandes salivaires des Ophidiens et quelques sécrétions venimeuses.

A. Glandes labiales de Vipera aspis Merr. — 1° *Parotides.* — Je me suis servi d'une macération de quatre glandes à venin de Vipère, dans 2 centimètres cubes d'eau glycérinée à 50 p. 100. La solution du glucoside employé était à 1 p. 100.

On prépare deux tubes contenant chacun 10 centimètres

cubes de la solution de glucoside + 10 gouttes de macération glycérinée; chaque tube reçoit quelques petits cristaux de thymol. L'un d'eux est placé à 25°, l'autre à 43°; chaque essai est accompagné d'un flacon témoin préalablement porté à 100° au bain-marie.

Les premiers essais ont eu lieu sur la *coniférine*; après six, douze, vingt-quatre heures et quatre jours d'étuve, il n'y a pas trace de glucose ni d'alcool coniférylique.

Les mêmes essais sur l'*amygdaline*, l'*arbutine*, la *salicine* et la *digitaline*, en présence de thymol, d'acide phénique ou de NaFl à 1 p. 100 ont été négatifs. Dans tous ces essais, il était facile de se convaincre par addition d'émulsine que les glucosides n'avaient subi aucune altération.

2° *Glandes labiales inférieures et supérieures.* — Avec les mêmes glucosides que précédemment, résultats négatifs.

3° *Glandes sub- et prélinguales.* — Résultats négatifs.

B. Glandes labiales de Tropidonotus natrix Gesn. — Des essais identiques aux précédents et effectués avec les différents groupes glandulaires sont négatifs.

C. Action du venin de Cobra. — On emploie une solution à 1 p. 100.

Protocole.

On dispose les essais suivants :

1. 5cc solution venin + 20cc eau distillée + 0gr,25 amygdaline + thymol.
2. 5cc solution venin + 20cc eau distillée + 0gr,25 glucoside + ébullition une demi-heure.
3. Amygdaline 0gr,25 + 25cc eau distillée + thymol.

Deux séries parallèles sont établies, une à 31°, l'autre à 43°.

Au bout de huit jours, on ne perçoit aucune odeur cyanique dans chacun des six tubes.

Cette première expérience avait été conduite avec du venin filtré à la bougie. Avec du venin filtré au papier, avec de la macération glycérinée de glandes, les résultats sont identiques; aucune trace de dédoublement, en présence de

toluol ou de thymol. Les glucosides essayés étaient les mêmes que précédemment.

D. Action du venin de Scorpion. — *Buthus europaeus* L. — Douze glandes de Scorpion, énuclées du dernier segment abdominal sont broyées dans 8 centimètres cubes d'eau ; la solution opalescente est filtrée au papier et additionnée de thymol en poudre.

Protocole.

On dispose les essais suivants :

1. Amygdaline $0^{gr},25$ + 3^{cc} solution venin + eau 20^{cc} + thymol.
2. Amygdaline $0^{gr},25$ + 3^{cc} solution venin + eau 20^{cc} + ébullition une demi-heure.
3. Amygdaline $0^{gr},25$ + eau thymolée 23^{cc}.

Après quatre jours d'étuve à 31°, pas d'odeur cyanique ; on porte alors les tubes à 43°, on laisse quatre jours, pas de dédoublement.

Dans les mêmes conditions, résultats négatifs avec la digitaline, l'arbutine, la salicine et la coniférine.

E. Action du venin de Scolopendre. — *Scolop. morsitans* Gerv. — La recherche d'une émulsine dans les tissus de cet animal était rendue particulièrement intéressante, du fait de la sécrétion d'un liquide à odeur cyanique, par les glandes ventrales de certains Chilopodes.

Seize glandes de Scolopendre énucléées de la patte-mâchoire sont broyées dans 8 centimètres cubes d'eau thymolée ; on obtient une solution opalescente et légèrement verdâtre ; après filtration répétée au papier, cette opalescence disparaît.

Protocole.

Essai. — Amygdaline $0^{gr},25$ + 4^{cc} solution venin + eau thymolée 20^{cc}. Deux flacons témoins comme dans les essais précédents; on porte à 31°, puis après quatre jours à 43°. — Les résultats sont négatifs.

F. Venin des hyménoptères. — *Action du venin de Guêpe, Vespa vulgaris* L. — Je me suis servi d'une macération glycérinée de vésicules à venin, à raison de dix vésicules à venin pour 1 centimètre cube de glycérine pure à 30°.

Protocole.

On dispose les tubes :

1. 1cc venin + 0gr,25 amygdaline + 20cc eau thymolée.
2. 1cc venin + 0gr,25 amygdaline + 20cc eau + ébullition.
3. 0,25 amygdaline + 20cc eau thymolée.

A 31° et 43°, aucune action. Action négative aussi sur les glucosides antérieurement essayés.

Le venin de *Polistes* (*P. gallica* L.) s'est montré de même inactif, la même chose pour le venin d'Abeille domestique (*Apis mellifica* L.).

En résumé : Les glucosides suivants : amygdaline, coniférine, salicine, arbutine et digitaline ne sont hydrolysés, ni par les extraits aqueux ou glycérinés de glandes parotides ou labiales de Couleuvres (*T. natrix*), de glandes à venin de Scorpion (*Buthus europæus*), de glandes à venin de Scolopendre (*Scolop. morsitans*), de glandes à venin de Guêpe (*Vespa vulgaris*) et de Pollistes (*P. gallica*), de glandes labiales de Vipère (*Vip. aspis*), ni par les solutions de venin de Cobra.

Ces sécrétions ne renferment donc pas d'émulsine.

CHAPITRE II

ACTION DU VENIN DE COBRA SUR QUELQUES ZYMASES

§ 1er. — Action du venin de Cobra sur l'émulsine.

Au cours des recherches précédentes, j'avais remarqué que lorsqu'on pratique le mélange d'une solution de venin de Cobra et d'une solution d'émulsine, filtrées au papier et rigoureusement limpides, il se produit *immédiatement* un louche qui se résout, en quelques heures en un précipité blanc, grenu. A l'étuve, entre 40-45°, le dépôt est effectué en deux heures. Ce précipité ne se produit pas dans le mélange de la même solution d'émulsine avec le venin de Cobra filtré à la bougie ; dans ce cas, après vingt-quatre heures à la température du laboratoire, après six heures à

l'étuve à 45°, on observe un léger granulum, au fond du tube à essai. Avec le venin chauffé à 75° pendant trois quarts d'heure, le précipité est très minime. Après chauffage à 100° pendant un quart d'heure, il n'y a plus précipité, ni opalescence. Ces résultats sont fournis par des solutions de venin et d'émulsine, sans addition d'acide ou d'alcali. Fait-on varier la réaction, on observe : *en milieu acide ;* si on mélange, dans un tube à essai, une goutte d'HCl/N et douze gouttes de solution de venin à 0,05/25 centimètres cubes, et que, dans ce milieu fortement acide, on fasse tomber goutte à goutte la solution d'émulsine, au contact du venin et de la solution diastasique, le précipité se produit mais disparaît instantanément.

Si on continue d'ajouter de l'émulsine, l'opalescence apparaît à la vingt-quatrième goutte. Par neutralisation, au moyen d'une solution de CO^3Na^2 un louche se produit, mais pas de précipité. Après vingt-quatre heures d'étuve à 37°, on constate un très fin dépôt. En *milieu alcalin :* on additionne douze gouttes de venin de trois gouttes de solution de CO^3Na^3 à 1 p. 100 ; dans le mélange, on fait comme précédemment tomber la solution d'émulsine ; il n'y a pas de précipité, mais une opalescence notable. Si au lieu d'alcaliniser par CO^3Na^2 on alcalinise avec NaOH/N aucune opalescence n'apparaît.

On pouvait penser que, parmi les causes multiples de rupture d'équilibre qui interviennent au moment du mélange des solutions de venin et d'émulsine, l'inégale concentration moléculaire des solutions en présence, constituait un facteur important. J'ai recherché au moyen de la méthode cryoscopique les conditions de concentration favorisant le précipité.

La solution type employée était une solution de venin de Cobra : 0gr,05 de venin dans 11 centimètres cubes d'eau ; après filtration, on prend le point de congélation des 10 centimètres cubes de solution de venin : $\Delta = -0,02$. On prépare facilement une solution isotonique de ferment

soluble. Pour cela, dans un mortier flambé, on pulvérise $0^{gr},05$ d'émulsine, on ajoute peu à peu 11 centimètres cubes d'eau en broyant au mortier, on laisse en contact à l'abri de l'air pendant quatre heures, après ce temps on filtre, on prend sur 10 centimètres cubes le Δ de la solution, et on le ramène à être — 0,02. Les résultats avec des solutions de ferment et de venin inégalement concentrés ont été :

1° *Solutions isotoniques.*

1cc solution venin, $\Delta = -0,02$.
1cc solution venin, $\Delta = -02$. Précipité immédiat très abondant.

2° *Solution de ferment, hypotonique.*

1cc solution venin, $\Delta = -0,04$. Précipité faible immédiat.
1cc solution ferment, $\Delta = -0,02$.

3° *Solution de ferment, hypertonique.*

1cc solution venin, $\Delta = -0,02$.
1cc solution ferment, $\Delta = -0,04$.

Opalescence qui s'accentue et se résout lentement en un précipité moins abondant que dans les deux premiers cas.

Ainsi les meilleures conditions de précipité sont obtenues, lorsqu'on opère en présence de solutions de teneur égale en produit actif, diastase et venin.

Réactions de solubilité du précipité. — Le précipité étudié est obtenu en mélangeant 10 centimètres cubes de solution de venin et de ferment contenant $0^{gr},05$ de substance. On laisse deux heures à l'étuve à 40° ; on centrifuge ; la prise en culot du précipité est lente ; on décante une première fois et on lave avec 10 centimètres cubes d'eau distillée ; on centrifuge et on lave une seconde fois. Ces différentes centrifugations demandent cinq à six heures. Le précipité est difficilement soluble dans l'eau, mais non pas totalement comme on peut s'en convaincre en portant à l'ébullition l'eau de trituration du précipité devenue limpide par le repos. Cette eau de troisième lavage louchit à l'ébullition. Le précipité est soluble dans le NaCl à 0,75 p. 100-1 p. 100, dans le SO^4Mg de même concentration ; si on

ajoute dans les solutions de NaCl une trace d'acide acétique, on obtient une précipitation immédiate ; si l'acide acétique ajouté est en excès, on n'observe pas de précipitation ; dans les solutions concentrées de NaCl, le précipité est insoluble ; l'opalescence apparaît dans les solutions à 3 p. 100 pour augmenter avec la concentration ; le SO^4Mg à saturation à froid fait apparaître un louche, mais pas de véritable précipité ; le ferrocyanure acétique donne un précipité immédiat ; le CO^2 passant lentement dans la solution y détermine une opalescence, mais pas de précipité ; le $SO^4(AzH^4)^2$ en solution saturée à froid précipite. Les solutions dans le NaCl à 0,75 p. 100 additionnées d'acide acétique coagulent totalement entre 65 et 75° ; la solution dans le NaCl commence à coaguler à 75°, la coagulation est totale à 100°.

En résumé, nous avons ici des réactions contradictoires qui ne permettent pas d'identifier ce précipité à un groupe d'albuminoïdes ; il est probable que l'on a affaire à un mélange complexe avec prédominance d'une substance se rapprochant des globulines. Le précipité se produit en abondance variable avec les ferments : amylase, pepsine, pancréatine, papaïne. Ce précipité n'est pas toxique ; injecté à un lapin en injections intraveineuses, il ne produit aucun trouble caractéristique de l'envenimation ; deux tentatives d'immunisation contre le venin de Cobra avec ce produit : la première sur un Lapin, la seconde sur un Cobaye ne m'ont pas donné de résultats. J'ajoute enfin que le sérum d'un Lapin qui avait reçu tous les deux jours, pendant un mois (1er-31 juillet 1902) de 0cmc,02 à 0cmc,05 d'une solution à 0cg,05/10 centimètres cubes de précipité n'a pas empêché le dédoublement de l'amygdaline par l'émulsine.

L'observation du changement d'état d'un ou plusieurs principes en présence me conduisit à l'hypothèse que peut-être le venin de Cobra pouvait être doué d'une action accélératrice ou frénatrice sur les ferments solubles. En ce qui concerne la bibliographie de ce point spécial, je ne

connais guère que Langer qui, en étudiant l'action du venin d'Abeille sur la pepsine : « Es zeigte sich aber auch weiteres, dass das Pepsin durch die Einwirkung des Bienengiftes seine hydrolytischen Eigenschaften verloren hatte (*loc. cit.*, p. 186) », ait signalé l'action inhibitrice d'un venin sur le ferment peptique.

§ 2. — Action sur l'émulsine.

Dans les recherches qui vont suivre, je me suis servi de solutions d'émulsine et de venin de Cobra faites, à des titres variables, dans l'eau distillée stérile. L'addition du glucoside était toujours effectuée au sortir de l'étuve après une digestion de vingt-quatre heures en présence de thymol, des mélanges de venin et d'émulsine. Dans les essais où on ne faisait pas intervenir la digestion, l'addition du glucoside suivait immédiatement le mélange des solutions maintenues séparément à l'étuve pendant un temps égal aux essais en digestion; ainsi les résultats fournis par les dosages sont-ils rigoureusement comparables. La dilution n'intervenait pas non plus comme cause d'erreur; les essais étant opérés à volumes égaux. Ces considérations sont importantes comme l'ont montré MM. Bourquelot, Tammann, Camus et Gley, Duclaux, etc.

Protocole.

1re Expérience. — On se sert d'une solution de venin à 10 centigrammes p. 100, et d'une solution d'émulsine au même titre. On dispose les essais suivants :

1. 10cc solution émulsine + 10cc solution venin *filtré au papier*. On laisse en contact pendant vingt-quatre heures à 31°; on ajoute 0gr,25 amygdaline et on porte à l'étuve à 43° (*).

2. 10cc solution émulsine + 10cc solution venin *filtré à la bougie* + digestion à 31° pendant vingt-quatre heures + amygdaline 0gr,25 + on porte à l'étuve à 43° (1).

3. 10cc solution émulsine + 10cc solution venin + amygdaline 0gr,25 — étuve à 45°.

(*) Les expériences ont été faites à 43° pour se rapprocher de la température d'action optima de l'émulsine, d'après Duclaux. Dans toutes ces expériences comme dans les suivantes, l'antiseptique employé a été le *thymol*, sauf indication spéciale.

D'autre part on laisse à l'étuve un mélange à volumes égaux des deux solutions; après vingt-quatre heures, on sépare la partie limpide du précipité qui est lavé à l'eau distillée stérile; et on établit les essais :

4. Liquide limpide du mélange 20cc + amygdaline 0,25, étuve 43°.
5. Précipité du mélange (10 + 10), + eau distillée 20cc + amygdaline 0,25.
6. Amygdaline 0,25 + émulsine 10cc + 10cc eau, étuve à 43°.

A tous ces essais, on ajoute quelques cristaux de thymol; après vingt-quatre heures d'action à 43°, le dosage du dextrose permet en se basant sur la formule de dédoublement de l'amygdaline d'établir le pourcentage des quantités de glucoside transformé.

Quantité de glucoside dédoublé p. 100 après vingt-quatre heures à 43°.

1	81,7
2	82,2
3	89,9
4	86,2
5	42,3
6	90,3

Les essais 1 et 2 semblent indiquer un léger retard dans l'action du ferment soluble; cette première conclusion n'est pas ratifiée par des expériences faites dans des conditions semblables, le dosage étant effectué après quinze heures et quarante et une heures d'étuve; le pourcentage n'indique pour les essais :

1. Amygdaline 0,25 + émulsine 0,001.
2. — 0,25 + émulsine 0,001 + venin 0,001.
3. — 0,25 + émulsine 0,001 + venin chauffé à 75°, 0,001.
4. — 0,25 + émulsine 0,001 + venin filtré à la bougie, 0,001.

chaque essai étant disposé en présence de 20 centimètres cubes d'eau toluolée, qu'une variation de 2 à 2,5 p. 100 sur l'essai témoin.

Si, la quantité d'émulsine restant la même, on fait varier la quantité de venin en présence, cette quantité variant de 1 à 32, on ne note pas non plus de retard sensible; ainsi après dix-huit heures :

Protocole.

		Glucoside dédoublé p. 100.
1.	Émulsine 0,001 + amygdaline 0,25	28,4
2.	— 0,001 + amygdaline 0,25 + venin 0,001	23,5
3.	— 0,001 + amygdaline 0,25 + venin 0,002	23,5
4.	— 0,001 + amygdaline 0,25 + venin 0,004	25,0
5.	— 0,001 + amygdaline 0,25 + venin 0,008	24,8
6.	— 0,001 + amygdaline 0,25 + venin 0,016	24,0
7.	— 0,001 + amygdaline 0,25 + venin 0,032	23,9

Ces essais ont été faits avec du venin filtré à la bougie.

Action de l'antitoxine. — Camus et Gley ont montré déjà l'action du sérum sanguin sur la présure, la pepsine et la trypsine. Hildebrandt a réussi à obtenir une antiémulsine dans le sérum de Lapins auxquels il injectait de l'émulsine. Il m'a semblé intéressant de rechercher si l'antitoxine du Dr Calmette agissait sur l'émulsine. Là encore, malgré la multiplicité des conditions expérimentales je n'ai pas trouvé que l'antitoxine puisse accélérer ou entraver l'action fermentaire.

En résumé.—α. Lorsqu'on se sert de solutions à 0,10 p. 100 de venin et d'émulsine : 1° le mélange à volumes égaux de ces deux substances, agissant sur un poids déterminé d'amygdaline, effectue l'hydrolyse d'un poids P de glucoside, sensiblement égal au poids P′ de glucoside dédoublé dans l'essai témoin et constant, quel que soit l'état du venin; 2° le précipité formé au contact des deux solutions entraîne une partie du ferment soluble.

β. Lorsqu'on se sert d'une solution de faible teneur en émulsine (0,01 p. 100) et d'une solution de venin (0,05 p. 100) et si, au lieu de calculer le terme final de la réaction, on effectue des dosages après des temps successifs, on constate : 1° une diminution faible, à peine notable dans la proportion de glucoside dédoublé pendant les premières heures; 2° le terme final de la réaction ne change pas.

γ. Avec les mêmes solutions d'émulsine et de venin, le terme final de la réaction ne change pas, même lorsqu'on

fait varier, l'émulsine étant égale à 1, la proportion de venin de 1 à 32.

En résumé, de ces faits on peut conclure que les phénomènes de précipitation observés sont d'ordre physique; ils caractérisent la présence dans le venin de Cobra d'une substance précipitant au contact des ferments solubles.

§ 3. — Action sur l'amylase.

Je me suis servi d'une solution d'amylase ($0^{gr},002$ par centimètre cube) et d'une solution de venin contenant $0^{gr},0005$ par centimètre cube. L'empois d'amidon était à 1 p. 100.

Les essais suivants sont disposés, le milieu était stérile et de plus additionné de thymol.

Protocole.

Les essais sont :

1-5. Amylase 0,002 + empois 20^{cc} + eau stérile 4^{cc}.
2-6. — 0,002 + venin 0,002 + empois d'amidon 20^{cc}.
3-7. — 0,002 + venin 0,001 + empois 20^{cc} + eau stérile 2^{cc}.
4-8. — 0,002 + venin 0,0005 + empois 20^{cc} + eau stérile 3^{cc}.
9. — 0,002 + venin 0,0001 + empois 20^{cc} + eau $3^{cc},8$.
10. Venin 0,002 + empois 20^{cc} + eau stérile 4^{cc}.

A côté de chaque essai, un flacon témoin porté à l'ébullition est disposé.

On place à l'étuve à 35°.

Les essais 1, 2, 3, 4 sont laissés seize heures.

Les essais 5, 6, 7, 8, 9, 10 sont laissés vingt-quatre heures.

C'est à la liqueur de Fehling que les dosages ont été effectués (*).

(*) La liqueur de Fehling était étendue de trois fois son volume d'eau; on sait que comme matière réductrice, le maltose équivaut à 61 p. 100 de glucose lorsqu'on se sert de liqueur de Fehling concentrée; en liqueur étendue, le pouvoir réducteur du maltose est de 66,9 p. 100 de glucose. Dans les conditions de dosage, 5 centimètres cubes de liqueur de Fehling équivalent donc à 0,0376 de maltose [Voy. Bourquelot (*loc. cit.*) et Grimbert, Soxhlet].

Après 16 heures.		Après 24 heures.	
1	11,75	5	13,26
2	13,59	6	14,10
3	13,63	7	14,0
4	12,53	8	13,5
		9	13,42
		10	0

L'action enzymotique de l'amylase paraissait totale après seize heures d'étuve ; après vingt-quatre heures, les légères différences constatées dans la première colonne se maintiennent dans la seconde, sans pourtant qu'il soit possible d'invoquer une action favorisante ou retardatrice du venin. Si on se reporte aux phénomènes de dissolution, formation de dextrines que l'action du venin exerce seul sur l'amidon, les minimes différences constatées peuvent s'expliquer en admettant que le venin permet à l'amylase d'exercer partiellement son action non plus sur de l'amidon, mais sur de la dextrine. Si l'action liquéfiante du venin sur l'amidon est notable, on doit constater une action saccharifiante rapide lorsqu'on additionnera d'amylase un empois d'amidon déjà en contact depuis un certain temps avec du venin ; j'ai donc préparé les essais suivants :

1. Venin 0,002 + empois d'amidon 20^{cc}.
2. — 0,001 + —
3. — 0,0005 + —
4. — 0,0001 + —
5. Empois d'amidon 20^{cc}.
6. Venin 0,002 + empois d'amidon 20^{cc}.

On laisse à l'étuve vingt-quatre heures, au bout de ce temps les essais 1, 2, 3, 4 et 5 sont additionnés de 0,001 d'amylase.

On laisse à 35° pendant douze heures, les essais témoins bouillis ne réduisent pas le réactif de Fehling.

L'action enzymotique a été très faible, les quantités de maltose formées varient entre 6^{cg},05 (essai 3), et 7^{cg},3 (essai 1), le flacon témoin (essai 5), donne 7 centigrammes. Il ne paraît pas que le venin ait joué un rôle appréciable :

En résumé, le venin de Cobra n'exerce sur l'amidon

aucune action amylolytique propre, il ne favorise ni n'altère l'action hydrolytique de l'amylase.

§ 4. — Action sur la pancréatine.

Action du venin de Cobra. — *Étude au moyen de la caséine.* — Dans cette étude, j'ai suivi le procédé que l'on doit à M. le professeur Bourquelot et qui a été appliqué par lui et Hérissey, à la recherche et l'étude des ferments protéo-hydrolytiques dans les champignons.

Protocole.

Les solutions de venin et de ferment étaient à $0^{gr},20$ p. 100. 1 centimètre cube égale donc $0^{gr},002$ de substance active.

On prépare les essais suivants :

1-2. Pancréatine $0^{gr},002$ + venin $0^{gr},002$ + lait dégraissé 20^{cc} + eau saturée d'éther 3^{cc} + thymol.

3-4. Pancréatine $0^{gr},002$ + venin $0^{gr},002$ + lait dégraissé 20^{cc} + eau saturée d'éther 3^{cc}. On porte à 100° et rétablit le volume à 25^{cc} avec quantité suffisante d'eau éthérée + thymol.

5-6. Pancréatine $0^{gr},002$ + lait dégraissé 20^{cc} + eau saturée d'éther 4^{cc} + thymol.

7-8. Venin $0^{gr},002$ + lait dégraissé 20^{cc} + eau saturée d'éther 4^{cc} + thymol.

9-10. Lait dégraissé 20^{cc} + eau saturée d'éther 5^{cc} + thymol.

On a laissé pendant quatre jours à 25° (température du laboratoire fin juin 1902), les essais 1, 3, 5, 7 et 9, et huit jours les essais 2, 4, 6, 8 et 10.

Les dosages ont été faits sur 12 centimètres cubes du mélange, la caséine non digérée était précipitée par l'acide acétique ; dans les flacons 1, 2, 3, 4, 7 et 8 une minime quantité de globuline du venin s'additionne, occasionnant de ce fait une erreur par différence négligée.

Dans ces conditions, la quantité de caséine digérée p. 100 a été :

1	76,49	2	78,75
3	»	4	»
5	63,67	6	66,25
7	8,65	8	6,25
9	»	10	»

D'autre part l'essai des filtrats a donné les résultats suivants :

Essai I. — Biuret ++; AzO^3H léger précipité ; eau de brome donne une coloration violette fugace; la réaction de la tyrosinase n'a pas lieu.

Essai II. — Biuret ++; AzO^3H louchit la liqueur; l'essai à l'eau de brome est négatif.

Essai III et IV. — Tous réactifs négatifs.

Essai V. — Biuret ++; AzO^3H, louche disparaissant immédiatement, eau de brome, légère coloration rose; la réaction de la tyrosinase n'a pas lieu.

Essai VI. — AzO^3H ne précipite plus ; l'eau de brome ajoutée goutte à goutte dans 5 centimètres cubes de filtrat donne dès la première goutte une coloration rose qui vire au violet franc à la huitième goutte. La tyrosinase indique une coloration brunâtre après quarante-huit heures.

Essais VII et VIII. — Précipite par AzO^3H; Biuret négatif.

Essais IX et X. — Tous réactifs négatifs.

A la lecture du tableau ci-dessus, il paraît que la présence du venin ait accéléré l'action protéo-hydrolytique du ferment ; mais si on se reporte aux essais, on verra qu'en 1 et 2 où la quantité de caséine digérée semble être supérieure à ce qu'elle a été en 5 et 6, l'acide azotique précipite encore la liqueur, tandis que ce précipité n'a pas lieu en 5 et 6 ; l'apparence d'une action enzymotique plus active est donc toute superficielle et les chiffres de 1 et 2 s'expliquent par la présence possible dans la liqueur d'albumose non précipitable par l'acide acétique et résultant de l'action propre au venin; si nous additionnons en effet les essais 5 + 7 et 6 + 8, on aura à très peu de chose près, les chiffres trouvés respectivement en 1 et 2.

Ces conclusions sont en somme d'accord avec celles de Delezenne qui a signalé la présence d'une kinase dans le venin des Serpents. Il se peut que du venin de Bothrops ou de Cobra, mis en contact avec de l'ovalbumine coagulée prépare cette substance de telle façon que du suc pancréatique, primitivement inactif sur la substance albuminoïde, soit capable de la transformer en peptone après action préalable du venin. Ce sont là deux actions qui s'ajoutent.

En résumé. — Si l'on fait agir simultanément, sur une substance albuminoïde en solution alcaline, une solution de venin de Cobra et une solution de pancréatine active, l'ac-

tion enzymotique faible du venin s'additionne à l'action propre du ferment soluble, sans que celle-ci semble notablement accélérée par la présence du venin.

Une expérience faite avec des tubes de Mette, de la pancréatine et quelques gouttes de macération glycérinée de venin de Vive (*Trachinus draco*), ne m'a pas permis de constater une action accélératrice attribuable au venin. Je n'ai pu faire qu'une seule expérience.

§ 5. — Action sur la pepsine.

Étude sur l'ovalbumine, par la méthode de Mette.

Protocole.

Les solutions de venin et de ferment étaient à $0^{gr},002$ par centimètre cube. Les tubes d'albumine mesuraient $0^{m},015$ de long sur $0^{m},002$ de diamètre. Les essais ont été faits à 35°, en présence de 5^{cc} eau HCl, $2^{gr},25$ p. 1000.

Première série :

1. Pepsine $0^{gr},002$ + tube de Mette + eau HCl + thymol.
2. — + — + venin $0^{gr},002$ + eau HCl + thymol.
3. — + — + venin $0^{gr},001$ + eau HCl + thymol.
4. — + — + venin $0^{gr},0005$ + eau HCl + thymol.

Deuxième série :

5. Pepsine $0^{gr},001$ + tube de Mette + eau HCl + thymol.
6. — $0^{gr},001$ + — + venin $0^{gr},002$ + eau HCl + thymol.
7. — $0^{gr},0005$ + — + venin $0^{gr},002$ + eau HCl + thymol.
8. — $0^{gr},0005$ + — + eau HCl + thymol.

Troisième série :

9. Eau HCl $2^{gr},25$ p. 1000, 5^{cc} + tube de Mette + thymol.
10. Venin $0^{gr},002$ + tube de Mette + thymol.
11. Venin $0^{gr},001$ + tube de Mette + eau HCl + thymol.
12. Venin $0^{gr},0005$ + tube de Mette + eau HCl + thymol.

Les essais après trois jours d'étuve, mesurés sous le microscope avec une réglette au quart de millimètre, ont donné, en quarts de millimètres :

1 = 28; 2 = 23; 3 = 26; 4 = 27; 5 = 24; 6 = 18; 7 = 14; 8 = 18;
9, 10, 11, 12 = 0.

Ces chiffres étant les moyennes de deux expériences identiquement conduites.

Quelle que soit la quantité de pepsine en action, il faut conclure que la marche de la digestion a subi en présence de venin un léger retard, se traduisant numériquement par environ un quart de millimètre d'albumine pour 0,0005 de venin en présence. Ces chiffres sont surtout nets dans la première série.

	Essais.	1/4 de millim. albumine digérée.	1/10 de milligr. de venin en présence.	Différence.
Pour 0gr,002 de pepsine.	1	28	0	5
	2	23	20	3
	3	26	10	1
	4	27	5	

La comparaison des essais 2, 6 et 7 montre que pour des quantités variables de pepsine, le venin restant en quantité égale, le retard apporté dans la digestion reste constant aussi :

Essais.	Pepsine en 1/10 de milligr.	Venin en 1/10 de milligr.	Albumine digérée en 1/4 de milligr.	Différence.
2.....	20	20	23	5
6.....	10	20	18	4
7.....	5	20	14	

En résumé. — Le venin de Cobra agissant sur la pepsine, en présence d'ovalbumine coagulée, apporte un léger retard à la digestion de cette substance ; ce retard, pour des quantités variables de venin, est égal à un quart de millimètre pour 0,0005 de substance toxique ; le retard reste constant si, pour une quantité fixe de venin, on fait varier le ferment du simple au double.

RÉSUMÉ

I

1° Dans une cellule glandulaire en activité, le noyau présente des modifications primitives de volume et de situation. Ces deux phénomènes constituent le turgor nucléaire et l'antéropulsion. *Ce sont des phénomènes passifs.* Ainsi :

On entendra par *turgor nucléaire,* la différence qui existe entre le volume présenté par le noyau d'une cellule au repos et le volume du noyau de la même cellule en activité.

Exemple :

Cellules à venin de :	Volume du noyau au repos.	Volume du noyau en activité.	Turgor nucléaire.
La Vipera aspis....	5 à 6 μ.	7 à 8 μ.	2 μ.
La Zamenis virid...	5 à 6 μ.	7 μ.	1 à 2 μ.
La Trop. natrix....	5 à 6 μ.	8 à 9 μ.	3 μ.
Du Triton cristatus.	24 à 30 μ.	60 μ.	30 μ.
Etc.			

On entendra par *antéropulsion*, la différence qui existe entre les distances de la basale au noyau, considérées dans une cellule au repos et dans une cellule en activité.

Exemple :

Dans une cellule à venin de la *Vipera aspis*, le noyau est éloigné de la basale d'une distance égale à 1 ou 2 μ; dans une cellule en activité, cette distance devient 4, 7 et même 15 μ.

L'antéropulsion égale donc : 2, 5 ou 13 μ.

2° Lorsqu'on suit, dans une cellule à venin, le processus de sécrétion, celui-ci peut être divisé en deux phases : *a)* une phase d'élaboration nucléaire ; *b)* une phase d'élaboration cytoplasmique. Ces deux phases sont successives, mais en général superposées. Outre les échanges passifs entre le noyau et le cytoplasma, la sphère nucléaire participe activement

à la sécrétion. Cette participation est rendue évidente : *a*) par la différence de chromaticité, des grains de chromatine ; *b*) par l'émission dans le cytoplasma de grains figurés, sphériques, de volume égal, à réactions chromatiques de la chromatine différenciée, intranucléaire ; *c*) par l'exosmose de substance nucléaire dissoute, accessoirement figurée sous forme ergastoplasmique. Ces formations constituent, d'une part : les grains de vénogène ; d'autre part, le vénogène ergastoplasmique. Dans la cellule à venin de la *Vipera aspis* L., dans la cellule séreuse des parotides de *Zamenis viridiflavus* Latr., de *Zamenis viperinus*, de *Tropidonotus natrix* L., dans la cellule à venin du *Buthus europæus* Leach, dans celles du *Triton cristatus* Laur., le vénogène est élaboré principalement, sous forme granuleuse. Dans les cellules de la *Scolopendra morsitans* L., il revêt une apparence ergastoplasmique. L'origine nucléaire du vénogène et du vénogène ergastoplasmique découle, non seulement de leur position primitive, paranucléaire, et de leur chromaticité, mais encore de la régression chromatinienne du noyau, régression qui accompagne leur apparition. L'exode des matériaux nucléaires, apparaissant sous forme granuleuse dans le protoplasma, s'explique par la constitution de la membrane nucléaire elle-même, qui ne peut être considérée comme une coque solide, mais simplement comme une zone de caryoplasma périphérique, plus condensée, mais élastique. Pour la sortie du grain de vénogène, il n'y a donc pas lieu d'invoquer la nécessité d'une solution de continuité dans la membrane. Arrivés dans le cytoplasma périnucléaire, le grain de vénogène et le vénogène ergastoplasmique peuvent : ou bien disparaître immédiatement, ce qui a lieu aux périodes de mise en charge et d'excitation exocellulaire ; ou bien persister pendant quelque temps, avec leurs réactions nucléaires. Cette persistance indique pour la cellule une période de saturation de matériel élaboré.

Pendant l'activité cytoplasmique, le grain de vénogène et le vénogène ergastoplasmique disparaissent. Entre le grain de

vénogène et le grain de venin, il ne paraît pas exister de dérivation immédiate. L'élaboration nucléaire et l'élaboration cytoplasmique constituent deux cycles différents de la sécrétion. Le cycle nucléaire a pour effet de fournir au cytoplasma les éléments nécessaires au travail sécréteur proprement dit. L'élaboration cytoplasmique n'est pas limitée au protoplasma basal, mais s'accomplit dans toute la cellule, elle est surtout active dans le cytoplasma périnucléaire.

Le grain de vénogène se différencie du grain de venin élaboré par sa cyanophilie, sa safranophilie et fuchsinophilie. Le grain de venin est oxyphile. Il n'est jamais excrété sous forme granuleuse, mais bien après dissolution intracellulaire. Dans la lumière du tube glandulaire, on ne rencontre jamais de vénogène.

3° Lorsqu'on suit, dans une cellule à zymogène peptique en activité (*Lacerta muralis* Laur., *Lacerta viridis* Gesn., *Anguis fragilis* L., *Vipera aspis* L., *Triton cristatus* Laur., *Trachinus draco* L.), l'évolution du noyau, on le voit au début de l'activité, augmenter de volume et subir un mouvement plus ou moins accentué d'antéropulsion. Dans l'élaboration des substances destinées à être excrétées, on reconnaît deux phases au processus :

Une phase nucléaire, qui se caractérise chromatiquement par l'apparition de grains paranucléaires fuchsinophiles, safranophiles et cyanophiles constituant le caryozymogène granuleux, et par la formation de caryozymogène ergastoplasmique (prozymogène, prézymogène). Le caryozymogène granuleux (paranuclei de certains auteurs) et le caryozymogène ergastoplasmique sont transformés pendant la seconde période de l'activité cellulaire (phase cytoplasmique) en prozymase oxyphile, les grains de caryozymogène et le caryozymogène ergastoplasmique étant cyanophiles, fuchsinophiles et safranophiles. Comme dans la cellule à venin, la phase nucléaire et la phase cytoplasmique sont successives, mais peuvent être superposées.

4° Si on met en parallèle : α) d'une part, les phénomènes

de cytogénèse observés dans des glandes à venin d'animaux très différents, avec les phénomènes de cytogénèse observés dans les glandes à ferment peptique, d'animaux, d'espèces aussi très variables ; β) et d'autre part les réactions chromatiques qui caractérisent les grains de vénogène et de caryozymogène, il faut admettre que : dans la cellule à venin et dans la cellule à ferment, les processus d'élaboration sont analogues et comparables, comme sont analogues et comparables : vénogène et caryozymogène, vénogène ergastoplasmique et caryozymogène ergastoplasmique, venin et prozymase. *Cytologiquement : venins et enzymes sont des substances de même ordre. Ces considérations s'ajoutent aux arguments d'ordre physico-chimique qui tendaient à rapprocher les toxines animales des ferments solubles. Elles constituent la démonstration cytologique de l'étroite parenté entre ces substances.*

5° Dans la cellule à venin, comme dans la cellule à prozymase peptique, le nucléole montre une structure permettant toujours d'être définie, au minimum de complication : par la présence d'une substance fondamentale acidophile, entourée d'une coque périphérique, basophile. Étudié dans les cellules de la glande digestive des Crustacés, le nucléole présente une structure plus complexe. On pourra toujours y définir une substance fondamentale acidophile, et une substance périphérique, basophile ; de plus, on mettra en évidence, soit des vacuoles intranucléolaires, soit des granulations intranucléolaires, soit enfin des zones concentriques d'affinités chromatiques alternativement basophiles et acidophiles. Dans les glandes à venin de la Scolopendre et de la Vipère, on peut aussi remarquer des granulations intranucléolaires, basophiles.

Pendant l'activité nucléaire, le nucléole présente quelques modifications de structure.

Ces modifications constituent les *phénomènes de pyrénolyse ;* ils sont de deux ordres : les *uns intranucléaires :* émission dans le caryoplasma de sphérules de substance nucléo-

laire acidophile ; division rapide et multiple du nucléole primaire, sans division nucléaire consécutive ; pulvérisation d'un ou de plusieurs nucléoles de division, etc. ; les *autres extranucléaires :* émission d'un nucléole qui devient le pyrénosome, fragmentation du pyrénosome en corps pyrénosoïdes. Les premiers sont *simultanés à l'élaboration endonucléaire*. Les seconds paraissent correspondre à une pléthore pyrénoïque. Dans les jeunes animaux, chez lesquels la division cellulaire est rapide, on n'observe pas de pyrénosomes.

6° Les recherches précédentes, auxquels j'ajoute les résultats obtenus sur la cellule pancréatique me permettent de tirer les conclusions suivantes, d'ordre général.

A. *Dans le noyau* d'une cellule glandulaire, on pourra toujours différencier deux chromatines d'espèces différentes. α) La chromatine proprement dite, que je considère comme chromatine à l'état quiescent. Elle se colore en vert dans les doubles colorations nucléaires : fuchsine-vert de méthyle ou safranine-vert de méthyle ; elle se colore en vert ou vert bleu après la coloration au triacide d'Ehrlich ; elle se colore en noir bleu après coloration à l'hématéine-fuchsine ou hématéine-safranine. β) La chromatine différenciée qui caractérise les noyaux en activité. Dans toutes les colorations précédentes elle sera colorée par la fuchsine ou la safranine. γ) L'apparition de chromatine différenciée se fait au moment de la sécrétion, elle paraît être corollaire des phénomènes de pyrénolyse. La substance fondamentale du nucléole présente les mêmes affinités que la chromatine différenciée.

B. Pour dissocier dans le cytoplasma les granulations d'origine nucléaire, il est nécessaire de recourir à la méthode des triples colorations ; méthode d'Ehrlich ou méthode à l'hématéine-fuchsine-lichtgrün, dans laquelle la fuchsine peut être remplacée par la safranine. Dans ce dernier mode de technique, les granulations intracytoplasmiques d'origine nucléaire absorbent la safranine ou la

fuchsine ; les granulations d'origine cytoplasmique sont colorées en vert.

C. *Ergastoplasma.* — L'ergastoplasma est une modification dont la dualité d'origine est évidente. L'étude de la chromaticité de ces formations indique les faits suivants : dans les doubles colorations vert de méthyle-fuchsine ou vert de méthyle-safranine, dans la coloration d'Ehrlich, l'ergastoplasma se colore par la safranine ou la fuchsine. Dans les doubles colorations : hématéine-fuchsine, hématéine-safranine, dans la triple coloration hématéine-fuchsine-lichtgrün, les formations ergastoplasmiques se colorent en bleu ou en brun par l'hématéine.

Cette chromaticité nous permet donc de dire qu'entre la chromatine franchement chlorophile et hématéinophile, il y a place pour une espèce intermédiaire qui n'est plus chlorophile, mais qui est encore capable de se colorer diversement par l'hématéine.

Ces résultats appuient encore la conclusion que j'ai précédemment indiquée, savoir : la chromaticité des filaments ergastoplasmiques correspond à une *accélération de l'activité nucléaire*, pendant laquelle la chromatine en voie de différenciation fait exode dans le cytoplasma après dissolution intranucléaire.

D. Dans la recherche de la teneur en chromatine d'un noyau de cellule glandulaire, on ne peut employer que les colorations à base de vert de méthyle. Cette indication résulte de l'alinéa précédent.

E. La méthode au bleu de Unna employé seul permettra de distinguer en bloc les formations nucléaires ou d'origine nucléaire des formations d'origine cytoplasmique. Ceux-ci sont indiqués par leur métachromasie spéciale.

F. Les résultats précédents sont applicables à du matériel d'étude fixé aux réactifs de Carnoy (sublimé acétique), de Zenker et de Tellyeniczky.

II

1° Les venins de Vipère, de Couleuvre, de Cobra, n'agissent pas sur l'amidon, ni sur l'inuline, ni sur le saccharose, ni sur le glycogène. Sur ce dernier corps, on obtient parfois une faible action hydrolysante. Les glandes labiales proprement dites de Couleuvres, les linguales des mêmes animaux n'hydrolysent non plus aucun hydrate de carbone. Ces glandes ne contiennent donc ni amylase, ni invertine, ni inulase.

2° Si l'on fait agir à des températures variables, des solutions de venin de Cobra et des extraits de glandes parotides et de glandes labiales de Couleuvres, le venin désintègre la molécule albuminoïde de telle sorte que celle-ci reste en partie soluble après addition d'aldéhyde formique et dessiccation à 105°, ou n'est plus précipitable par l'acide acétique (caséine).

Cette dessiccation est favorisée par une faible alcalinité de milieu, elle s'exerce le plus facilement sur la caséine, ce qui rapproche cette action de celle d'une protéase. Les venins de Vipère, de Vive, de Scolopendre et de Guêpe, les venins de Cobra et de Scorpion sont dépourvus de toute action protéohydrolytique sur les substances albuminoïdes coagulées. L'action protéolytique sur la caséine est trop faible pourtant, pour qu'il soit permis de conclure à la présence d'une protéase.

3° Il n'existe pas non plus d'émulsine.

4° Lorsqu'on additionne une solution de venin de Cobra, d'une solution isotonique de ferment soluble (émulsine, amylase, protéase, pepsine, papaïne), il se produit un précipité. Il y a donc lieu de reconnaître dans le venin de Cobra la présence d'une substance, qui, en présence des ferments solubles en solution, se comporte comme une précipitine.

5° Si on mélange en proportions diverses, des solutions de venin de Cobra et d'émulsine, de venin de Cobra et

d'amylase, de venin de Cobra et de pancréatine ou de pepsine, le calcul de la quantité pour cent des glucosides ou d'amidon hydrolysé, la mesure pondérale de la caséine peptonisée, ou la mesure d'ovalbumine coagulée, digérée, montrent que : le venin n'intervient pas : soit pour inhiber, soit pour retarder, soit pour accélérer l'action enzymotique du ferment soluble dans les trois premiers cas : émulsine, amylase, pancréatine. En présence de pepsine, le venin retarde l'action de cet enzyme.

En dernière analyse, des recherches exposées dans ce travail, il résulte que :

1° *Dans une cellule à venin ou à enzyme en activité, le noyau est le siège de phénomènes passifs : turgor nucléaire, antéropulsion, projection centrifuge des grains de chromatine ; de phénomènes actifs ; variations de chromaticité, émission de granulations fuchsinophiles et cyanophiles dans le cytoplasma périnucléaire, dissolution de la substance chromatique, exosmose de celle-ci ; phénomènes de pyrénolyse intranucléaires.*

2° *Dans la cellule à venin et à enzyme, le processus d'élaboration se divise en deux phases : une phase nucléaire donnant lieu au vénogène et au caryozymogène, une phase cytoplasmique donnant lieu au venin et à la prozymase.*

3° *Cytologiquement, caryozymogène et vénogène sont comparables ; de même aussi prozymase et venin.*

4° *Dans les venins étudiés, l'enzyme toxique ne coexiste avec aucun autre des enzymes : amylase, émulsine, etc.*

5° α) *Il existe dans le venin de Cobra une substance précipitant les ferments solubles.*

β) *Le venin de Cobra n'exerce aucune action catalysante, positive ou négative sur les ferments solubles : émulsine, amylase, pancréatine. Il exerce une légère action inhibitrice sur la pepsine.*

28 mars 1903.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

I

1896. Altmann, *Ueber granula und Intergranular substanzen* (Arch. Anat. u. Phys. Anat. abth., 1896, Heft 5/6, 360-62).

— A. Alcock et L. Rogers, *On the toxic properties of the saliva of certain « non poisonous » Colubrines* (Proc. Roy. Soc., LXX, 465-66).

1873. Arnold (1), *Ueber diapedese ; eine experimentelle studien* (Abth. II, Virchow's Archiv, Bd LVIII, 1873).

1887. Arnold (2), *Ueber Theilungsvorgänge an den Wanderzellen ihre progressive und regressive Metamorphose* (Arch. f. mikr. Anat., 1887, Bd XXX, p. 205, Taf. XX-XXVI).

1899. J. Arnold, *Siderofere Zellen und die « Granulalehre »* (Anat. Anz., XVII, 346-354, 1899).

1899. J. Arnold, *Ueber Structur und Architectur der Zellen. I. Mittheilung. II. Mittheilung. Nervengewebe. III. Mittheilung. Muskelgewebe* (Arch. f. mikr. Anat., LII, 134-152, 535-552, 762-773).

1902. M. Askanasy, *Ueber das basophile Protoplasma der Osteoblasten, osteoklasten und andere gewebszellen* (Centr. für all. Pathol., Anat. path. 1902, 13, p. 369-378).

1869. Balbiani (1), *Mémoire sur la génération des Aphides* (Ann. des Sc. nat., 1869, 5e série, t. II, p. 74).

1898. E.-G. Balbiani (2), *Des sécrétions épithéliales dans l'appareil femelle des Arachnides* (Arch. d'Anat. microscop., 1897-98, t. I, p. 1-68).

1901. M. Bauer, *Beitrag zur Histologie des Muskelmagens der Vögel* (Arch. mikr. Anat , 1901, Bd LVII, p. 653-676, Taf. XXXIII-XXXIV).

1899. Benda, *Weitere Mittheilungen über die Mitochondria* (Verhandl. physiol. ges., 1899).

1901. Benda, *Die Mitochondriafaerbung und andere Methoden zur Untersuchung der Zellsubstanzen* (Anat. Anzeig., XIX, Erg. heft., 1901, 155-174).

1896. R. R. Bensley (1), *The Histology and physiology of the gastric glands* (Proc. of the Can. Inst. R., 1896, p. 11-16).

1898. R. R. Bensley (2), *The structure of Mammalian gastric glands* (The Quart. Jour. of microsc. Sc., 1898, vol. XLI, 3e série, p. 361-390).

1878. Bermann, *Ueber die Zusammensetzung der glandula submaxillaris.* Würzburg, 1878.

1856. Cl. Bernard (1), *Mémoire sur le pancréas* (Suppl. aux C. R. Acad. des Sc., t. I, 1856).

1878. Cl. Bernard (2), *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux.* Paris, 1878.

1895. C. Bisogni, *Intorno alle terminazioni nervose nelle cellule glandularii*

salivari degli Ofidii (Journ. Int. d'Anat. et de Phys., 1895, t. XIII, p. 181).

1874. Bleyer, *Magenepithel und Magendrüsen der Batrachier* (Inaug. Diss. Königsberg, 1874).

1901. Ch. Bonne, *Sur la structure des glandes bronchiques* (Bibliogr. anat., 1901, t. IX, p. 98-123).

1902. S. Bonnamour, *Recherches histologiques sur la sécrétion des capsules surrénales* (C. R. de l'Assoc. des Anat., p. 54-57. Montpellier, 1902).

1898. M. et P. Bouin (1), *Sur la présence de filaments particuliers dans le protoplasme de la cellule-mère du sac embryonnaire des Liliacées.* Note préliminaire (Bibl. anat., 1898, p. 1-10).

1898. M. et P. Bouin (2), *Sur la présence de formations ergastoplasmiques dans l'oocyte d'Asterina gibbosa* (Forb.) (Bibl. anat., 1898, p. 53-62).

1899. Bouin (3), *A propos du noyau de la cellule de Sertoli* (Bibl. anat., 1899, VII, p. 242-255).

1899. M. et P. Bouin (4), *Sur le développement du sac embryonnaire des Liliacées et en particulier sur l'évolution des formations ergastoplasmiques* (Arch. anat. microscop., t. II, fasc. IV, 1899).

1899. M. et P. Bouin (5), *Sur la présence et l'évolution des formations ergastoplasmiques dans les cellules séminales de Lithobius forficatus* (Lin.) (Bibl. anat., 1899, p. 141-150).

1900. Branca, *Note sur le noyau de l'endothélium péritonéal* (C. R. Soc. biol., 1900, p. 319).

1876. Von Brunn (1), *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte d. Samenkörper* (Arch. f. mikr. Anat., 1876, Bd XII).

1884. Von Brunn (2), *Beiträge zur Kenntniss d. Samenkörper und ihrer Entwick.* (Arch. f. mikr. Anat., 1884, Bd XXIII).

1884. Butschli, *Ueber d. Veränderungen d. Geschlechts. p. bis. zu Eifurchung* (Arch. f. mikr. Anat., 1884, Bd XXIII).

1900. A. Cade (1), *Modifications de la muqueuse gastrique au voisinage du nouveau pylore dans la gastro-entéro-anastomose expérimentale* (Bibl. anat., 1900, p. 142-259).

1901. A. Cade (2), *Étude de la constitution histologique normale et de quelques variations fonctionnelles et expérimentales des éléments sécréteurs des glandes gastriques du fond chez les Mammifères* (Arch. anat. microscop. Paris, 1901, t. IV, p. 1-86).

1899. E. W. Carlier, *Changes that occur in some cells of the Newts stomach during digestion* (La Cellule, 1899, t. XVI, p. 403-464, 3 planches).

1885. Carnoy, *La cytodiérèse des Arthropodes* (La Cellule, 1884-85, t. I, p. 192-436).

1898. J. Castellant, *Topographie des glandes de Brünner. Leur structure. Mécanisme de leur sécrétion* (Bibl. anat., t. VI, 1898, p. 226-236).

1898. F. Cavara, *Intorno ad alcune structure nucleare* (Atti. Ist. Bot. R. Univ. Pavia, 2e série, V, 1898).

1900. J. Chatin, *Altérations nucléaires dans les cellules coccidiées* (C. R. Soc. biol. Paris, t. LII, 1900, p. 345-346).

1896. E. G. Conklin, *The relation of nuclei and cytoplasma on the Intestinal cells of Lands Isopods* (Contribut. from the Zoological Laboratory of University of Pensylvania, n° 6, 1896).

1892. C. A. Contejean, *Action des nerfs pneumogastriques et grand sympathique sur l'estomac chez les Batraciens* (Arch. phys. norm. et patholog., 1892, p. 640).

1893. L. Cuénot (1), *Etudes physiologiques sur les Crustacés décapodes* (Arch. de biol., 1893, t. XIII, p. 215-304, pl. XI-XIII).
1901. L. Cuénot (2), *Études physiologiques sur les Astéries* (Arch. de Zool. expérim., 1901, t. IX, 3e série, p. 233-259, pl. IX).
1887. M. Davidoff, *Untersuchungen über die Beziehungen des Darmepithels zum lymphoiden gewebe* (Arch. f. mikr. Anat., 1887, Bd XXIX, p. 495-525, Taf. XXX-XXXI).
1899. De Bruyne, *Contribution à l'étude physiologique de l'amitose* (Livr. Jub. Ch. Bambethe, 1899, p. 285-326).
1901. Y. Delage, *Les théories de la fécondation* (Verhandlungen des V. Internationalen Zoologen-Congresses zu Berlin, 1901, p. 121-140).
1894. Drasch, *Der Bau der Giftdrüsen des Geflekten Salamanders* (Arch. f. Anat. u. Phys., 1894. Abt. Anat., p. 244).
1898. O. Duboscq (1), *Recherches sur les Chilopodes* (Arch. de Zool. expér., p. 542-545, fig. 43, 1898, pl. XXXVII).
1901. O. Duboscq (2), *Sur l'évolution du testicule de la Sacculine* (Arch. Zool. expér., 1901, 3e série, t. IX, pl. XVII-XXV).
1901. R. Dumez, *Rapports du noyau et du cytoplasma dans l'œuf de la Cytherea chione* L. (La Cellule, 1901, p. 437-452).
1892. Eberth et Muller, *Untersuchungen über das Pancreas* (Zeits. f. Wiss. Zool., 1892, Bd LIII ; Suppl., S. 112).
1872. Von Ebner (1), *Ueber die Aufänge der Speichelgänge in den Alveolen der Speicheldrüsen* (Arch. f. mikr. Anat., Bd VIII, 1872).
1873. Von Ebner (2), *Die acinösen Drüsen der Zunge und ihre Beziehungen zu den Geschmaksorganen.* Graz, 1873.
1870. W. Ebstein, *Beiträge zur Lehre vom Bau und den physiologischen Funktionen der sogenannten Magenschleimdrüsen* (Arch. f. mikr. Anat., 1870, Bd VI, p. 515-540, Taf. XXVIII).
1877. L. Edinger, *Uber die Schleimhaut des Fischdarmes* (Arch. f. mikr. Anat., 1877, Bd XIII, p. 651-690, Taf. XL-XLI).
1885. Eimer, *Neue und alte Mittheilungen über Fettresorption im Dünndarm und Dickdarm* (Biolog. Centralb., 1885, Bd IV).
1875. C. Emery, *Ueber den feineren Bau der giftdrüsen der Naja Haje* (Arch. f. mikr. Anat., 1875, 561-568).
1895. Erik Muller, *Ueber Sekretkapillaren* (Arch. f. mikr. Anat., Bd XLV, 1895).
1887. W. Flemming, *Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle* (Arch. f. mikr. Anat., 1887, Bd XXIV, S. 389-464, Taf. XXIII-XXIV).
1885. J. Frenzel (1) *Ueber den Darmkanal der Crustaceen nebst Bemerkungen zur Epithelgeneration* (Arch. f. mikr. Anat., 1885, Bd XXV, S. 137-191, Taf. VIII-IX).
1885. J. Frenzel (2), *Einiges über der Mitteldarm der Insekten, sowie über Epithelgeneration* (Arch. f. mikr. Anat., 1885, Bd XXVI, S. 229-307, Taf. VII-VIII-IX).
1891. J. Frenzel (3), *Der Mechanismus der secretion* (Centralb. f. Physiol., Bd V, 1891).
1893. J. Frenzel (4), *Die Mitteldarmdrüse des Flusskrebses und die amitotische Zellteilung* (Arch. f. mikr. Anat., 1893, Bd XLI, S. 426).
1895. Galeotti (1), *Ueber die granulationen den Zellen* (Int. Monats. f. Anat. u. Phys., Bd XII, 1895).
1897. G. Galeotti (2), *Beitrag zur Kenntniss der Secretionerscheinungen in den Epithelzellen der Schildrüse* (Arch. f. mikr. Anat., 1897, Bd XLVIII, S. 305, Taf. XIII).

1897. G. Galeotti (3), *Studio morphologico e citologico della volto del diencefalo in alcuni Vertebrati* (Rivista di patologia nervosa e mentale, 1897, t. II, fasc. II, p. 480-517).
1901. G. Galeotti (4), *Sull'importanza del nucleo cellulare nei processi di secrezione* (Monit. Z. Ital., 1901, anno 12, p. 31-32).
1897. Ch. Garnier (1), *Les filaments basaux des cellules glandulaires.* Note préliminaire (Bibliogr. anat., 1897, p. 278-289).
1900. Garnier (2), *Contribution à l'étude de la structure et du fonctionnement des cellules glandulaires séreuses. Du rôle de l'ergastoplasma dans la sécrétion* (J. Anat. et Phys., 1900, p. 22).
1899. Ch. Garnier (3), *De quelques détails cytologiques concernant les éléments séreux des glandes salivaires du Rat* (Bibliogr. Anat., 1899, p. 216-225).
1880. Gaule (1), *Ueber Würmchen, welche aus Froschblutkörperchen Auswandern* (Arch. f. Physiolog., 1880, p. 57-64).
1881. Gaule (2), *Die Beziehungen der Cytozoen zu den Zellkernen* (Arch. f. Physiolog., 1881, S. 297-314, Taf. V).
1881. Gaule (3), *Kerne, Nebenkerne und Cytozoen* (Centralb. f. die med. Wissenschaft, 1881, S. 561).
1899. J. J. Gerassimoff, *Ueber die Lage und die Function des Zellkerns* (Bull. Soc. Moscou, 1899, S. 220-267).
1885. Gilson (1), *La spermatogénèse des Arthropodes* (La Cellule, 1884-85, t. I, p. 1-188).
1898. G. Gilson (2), *Recherches sur les cellules sécrétantes*, 1er mémoire, 1890 (La Cellule, VI, 119-178 ; III, 1898; XIV, 87-102).
1900. E. Gley, *Essais de philosophie et d'histoire de la Biologie.* Paris, 1900. Masson.
1890. Grandis, *Modifications des épithéliums glandulaires pendant la sécrétion* (Arch. ital. de biolog., XIV, 160-182, 1890).
1903. Ed. Grynfeltt, *Recherches anatomiques et histologiques sur les organes surrénaux des Plagiostomes.* Thèse de doctorat ès sciences (Bull. sc. de la France et de la Belgique, 1903).
1878. Grobben, *Les organes génitaux des Décapodes* (Trav. de l'Inst. zool. de Vienne, 1878, t. I).
1878. P. Grützner, *Ueber Bildung und Ausscheidung von Fermenten* (Pflüger's Arch., 1878, Bd XVI, p. 105-122).
1901. A. Guieysse, *La capsule surrénale du Cobaye* (Thèse de médecine. Paris, 1901).
1895. V. Haecker, *Die Vorstadien der Eireifung* (Arch. f. mikr. Anat., 1895, Bd XLV).
1897. J. A. Hammar, *Ueber Sekretionerscheinungen im Nebenhoden des Hundes zugleich ein Beitrag zur Physiologie des Zellkernes* (Arch. f. Anat. u. Physiol. Abth. Anat., 1897. Suppl., p. 1-42, Taf. II-III).
1868. R. Heidenhain (1), *Beiträge zur Lehre von der Speichelabsonderung* (Studien d. Phys. Inst. Breslau, Heft. IV, 1868.
1868. R. Heidenhain (2), *Bau des secretorischen apparates im Ruhezustande* (Handbuch der Phys. Hermann, 1868, Bd III, p. 173).
1875. R. Heidenhain (3), *Untersuchungen über d. Bau d. Labdrüsen* (Arch. f. mikr. Anat., 1875, Bd IV, p. 368).
1875. R. Heidenhain (4), *Pflüger's Archiv*, 1875, Bd X, p. 557.
1878. R. Heidenhain (5), *Pflüger's Archiv.*, 1878, Bd XVII, p. 146.
1888. R. Heidenhain (6), *Beiträge zur Histologie und Physiologie der Dünn-*

darmschleimhaut (Pflüger's Archiv., 1888, Bd XLIII, Suppl., S. 1-98, Taf. I-IV).

1890. M. Heidenhain, *Beiträge zur Kenntniss der Topographie und Histologie der Kloake* (Arch. f. mikr. Anat., 1890, Bd XXXV).

1896. Henneguy, *Leçons sur la cellule*, 1896, p. 155-156, Paris.

1900. A. Henry, *Etude histologique de la fonction sécrétoire de l'épididyme chez les Vertébrés supérieurs* (Arch. anat. micr., 1899-1900, vol. III, p. 229-292, pl. XII-XIV).

1888. Hermann, *Ueber regressiven metamorphosen des Zellkernes* (Anat. Anzeiger, 1888).

1902. E. Holmgreen (1), *Einige Worte über das « Trophospongium » verschiedener Zellarten* (Anat. Anzeig., n° 22, 1902, S. 433-440).

1903. E. Holmgreen (2) *Weitere Mittheilungen über die Trophospongienkanölchen der Nebennieren vom Igel* (Anat. Anzeig., n° 22, 6 févr. 1903).

1896. L. H. Huie, *Changes in the Cells-Organs of Drosera rotundifolia produced by Feeding with Egg-albumin* (Quart. J. micr. Sc., 1896, XXXIX, p. 2-38, pl. XXIII-XXIV).

1898. L. Huie et G. Mann, *Veränderungen in Drosera rotundifolia nach Fütterung mit Hähner-Eiweiss* (V. Ann. Ges. Kiel, 1898, 268-269).

1902. F. Jouvenel, *Recherches sur quelques détails de structure des glandes salivaires* (*croissants de Gianuzzi, grains de sécrétion* (Thèse de doctorat en médecine. Lille, 1902).

1895. H. Klaatsch. — *Ueber Kernveränderungen im Ectoderm der Appendicularien bei der Gehäusebildung* (Morph. Jahrb., 1895, Bd XLIII, S. 142-144).

1889. E. Korschelt (1), *Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes* (Zool. Jahrb., IV, 1889).

1896. E. Korschelt (2), *Ueber die Struktur der Kerne in den Spinndrüsen der Raupen* (Arch. f. mikr. Anat., 1896, Bd XLVII).

1897. E. Korschelt (3), *Ueber den Bau der Kerne in den Spinndrüsen der Raupen* (Arch. mikr. Anat., 1897, Bd XLIX, S. 798-803).

1887. Kosinsky, *Les différents types de nucléoles chez l'Homme*, 1887 [Travail du Labor. de patholog. expérim. à Varsovie (en russe, cité d'après Steinhaus)].

1876. W. Kühne et Sh. Lea (1), *Ueber die Absonderung des Pankreas* (Verhand. d. nat. hist. med. Vereins zu Heidelberg, 1876.

1882. W. Kühne et Sh. Lea (2), *Beobachtungen über die Absonderung des Pankreas* (Unters. aus d. phys. Inst. d. Universität Heidelberg, II, Heft IV, 1882).

1897. N. Kultschitzky, *Zur Frage über den Bau des Darmkanals* (Arch. f. mikr. Anat., Bd XLIX, 1897, S. 7-35).

1893. E. Laguesse (1), *Différents articles à la Société de biologie*, 15 avril, 10 juin et 1er juillet 1893).

1894. E. Laguesse (2), *Développement du pancréas chez les Poissons osseux* (Journ. d'Anat. et Phys., 1894, vol. XXX, p. 79-116, pl. III).

1894. E. Laguesse (3), Soc. biolog., 1er juillet 1893, et Journ. d'anat., 1894, p. 107).

1894. E. Laguesse (4), *Structure et développement du pancréas d'après les travaux récents* (suite) (J. d'Anat. et de Phys., 1894, p. 731-783).

1899. E. Laguesse (5), *Corpuscules paranucléaires* (*parasomes*), *filaments basaux et zymogène dans les cellules sécrétantes* (*pancréas, sous-maxillaire*) (Cinquantenaire Soc. biol. Paris, 1899, p. 309-315).

1900. E. Laguesse (6), *Sur les paranuclei et le mécanisme probable de l'élaboration dans la cellule pancréatique de la Salamandre* (XIIIe Congrès internat. de médecine. Paris, 2-9 août 1900).
1902. E. Laguesse (7), *Sur la structure du pancréas chez le « Galeus Canis »* (Bibliog. anat. Nancy, 1902, t. X, fasc. 4).
1899. E. Laguesse (8), *Origine du zymogène* (C. R. Soc. biol. Paris, 1899, 11e série, t. I, p. 823).
1899. E. Laguesse (9), *Les îlots endocrines dans le pancréas de la Vipère* (C. R. Ass. anat., I, sess. 1899, p. 129-133).
1899. Laguesse et Jouvenel, *Description histologique des glandes salivaires chez un supplicié* (Bibl. anat., 1899, p. 124-140).
1869. Langerhans, *Beiträge zur mikrosk. Anat. d. Bau Speicheldrüse* (Inaug. Diss. Berlin, 1869).
1880. Langley (1), *Changes in serous glands during secretion* (The Journ. of Physiol., 1879-80, t. II, p. 261-279, plat. VII et VIII).
1884. Langley (2), *On the structure of secretory cells and the change with take place in them during secretion* (Journ. int. d'Anat., 1884, vol. I).
1880. Langley et Sewall, *On the changes in pepsinforming glands during secretion* (Journ. of Physiology, 1879-80, t. II, p. 281-301, pl. IX).
1894. Laserstein, *Ueber die Anfange der Absonderungswege in der Speicheldrüsen und im Pankreas* (Arch. Ges. Phys., 1894, Bd LV, S. 417-473).
1901. L. Launoy (1), *Sur la présence de formations ergastoplasmiques dans les glandes salivaires des Ophidiens* (C. R. Soc. biol., 6 juillet 1901).
1902. L. Launoy (2), *Des phénomènes nucléaires dans la sécrétion* (C. R. Soc. biol., 22 février 1902).
1902. L. Launoy (3), *L'élaboration du zymogène dans les glandes gastriques de la Vipère Berus* (C. R. Acad. des Sc. Paris, 21 juillet 1902).
1902. L. Launoy (4), *L'élaboration du vénogène et du venin dans la glande parotide de la Vipera aspis* (C. R. Acad. des Sc. Paris, 6 oct. 1902).
1903. L. Launoy (5) *Les phénomènes de pyrénolyse dans les cellules de la glande hépato-pancréatique de l'Eupagurus Bernhardus* (C. R. Acad. des Sc. Paris, 12 janvier 1903).
1867. La Valette Saint-Georges (1), *Ueber die genese der Samenkörper* (Arch. f. mikr. Anat., 1867, Bd III).
1874. La Valette Saint-Georges (2) (Arch. f. mikr. Anat., 1874).
1877. Lavsdowski, *Zur feineren Anat u. Phys. der Speicheldrüsen insbesondere der Orbitaldrüse* (Arch. f. mikr. Anat., Bd XIII, 1877).
1900. Léger et O. Duboscq, *Notes biologiques sur les Grillons* (Arch. de Zool. expériment., 1900, 3e série, t. VIII, pl. II).
1883. Leydig, *Untersuchungen zur Anat. und Histologie der Thiere*. Bonn, 1883.
1873. F. Leydig, *Ueber die Kopfdrüsen einheimischer Ophidien*, 1873 (Arch. f. mikr. Anat., S. 598, Taf. XXII-XXIII).
1886. S. W. Lewaschew, *Ueber eine eigenthümliche Veränderung d. Pankreaszellen* (Arch. de Schultze, 1886, Bd XXVI, S. 453).
1902. R. S. Lillie, *On the oxidative properties of the cell nucleus* (Amer. Journ. of Physiology, t. VII, p. 412, 1902).
1902. Limon, *Phénomènes histologiques de la sécrétion lactée* (Journ. Anat. et Physiol , 1902, p. 14-33).
1898. W. Lindemann, *Ueber die Secretionserscheinungen der giftdrüsen der Kreuzotter*. (Arch. f. mikr. Anat., Bd LIII, 1898, S. 313-321, pl. XVI).

1900. G. Lion et A. Théohari, *Modifications histologiques de la muqueuse gastrique à la suite de la section des pneumogastriques* (C. R. Soc. biol., 3 mars 1900, n° 9).
1886. List (1), *Ueber Becherzellen* (Arch. f. mikr. Anat., 1885-86, Bd XXXVI-XXXVII).
1886. List (2), *Ueber structuren von Drüsenzellen* (Biol. Centralb., 1886).
1896. List (3), *Beiträge zur Chemie der Zelle und Gewebe* (Mittheilung Zool. Stat. Neapel, 1896, XII, Heft 3).
1901. N. Loewenthal, *La cellule et les tissus au point de vue général.* Paris, Schleicher, 1901, p. 40-78).
1889. Lorenz, *Untersuchungen über d. Bürstenbesatz u. dessen Bedeutung an normalen u. pathol. Nieren* (Zeits. f. klinisch Medicin, 1889, Bd XV).
1903. Loyez (Mlle), *Sur la présence de formations ergastoplasmiques dans l'épithélium folliculaire des Oiseaux* (C. R. Acad. des Sc., 2 février 1903, p. 312).
1887. M. Lukjanow (1), *Beiträge zur Morphol. d. Zelle* (Arch. f. mikr. Anat., 1887, Bd XXXI, S. 545-558).
1887. M. Lukjanow (2), *Beiträge sur Morphol. d. Zelle*, I. Abt. (Arch. Von. du Bois Reymond, 1887).
1888. M. Lukjanow (3), *Ueber eine eigenthümliche Kolbenform des Kernkörperchen* (Arch. f. mikr. Anat., 1888, Bd XXXII, S. 474-479, Taf. XIX).
1895. Lukjanow (4), *Eléments de pathologie cellulaire générale* (Traduction de Fabre-Domergue et A. Pettit, 1895. Paris, Carré).
1891. Macallum (1), *Alimentary canal and Pancreas of the Acipenser, Amia and Lepidosteus* (Journ. of Anatomy, 1891, vol. XX, p. 604-637).
1891. Macallum (2), *Contributions to the morphology and physiology of the cell* (Transact. of the Canadian Institute, 1891).
1897. Macallum (3), *Journal of Physiology*, vol. XXII, 1897).
1899. Martinelli, *Sur les altérations des cellules hépatiques dans le diabète expérimental* (Arch. ital. de biologie, XXXI, 1899).
1899. A. Mathews, *The changes in structure of the pancreas cell. A consideration of some aspects of cell metabolism* (Journ. morph. Boston, vol. XV, Suppl., p. 171-222, X-XII, 1899).
1901. Maximow, *Beiträge zur Histologie und Physiologie der Speicheldrüsen* (Arch. f. mikr. Anat., 1901, Bd LVIII, S. 1-131).
1846. Meckel, *Mikrographie einer Drüsenapparate der niederen Thiere* (Müllers's Archiv, 1846).
1890. C. Melissinos u. R. Nicolaïdes (1), *Untersuchungen über einige intra- und extranucleare Gebilde im Pankreas der Säugethiere auf ihre Beziehung zu der Secretion* (Arch. f. Anat. u. Phys., 1890. Phys. Abth., S. 317-326, Taf. III).
1889. C. Melissinos u. R. Nicolaïdes (2), Centralb. f. Phys., 1889, n° 25, 16 März (Note préliminaire au précédent travail).
1868. Metchnikoff, *Travaux du premier Congrès des naturalistes russes*, 1868 (Section d'anatomie et de physiologie).
1887. A. Meunier, *Le nucléole des Spirogyres* (La cellule, 1886-87, t. III, p. 333-403).
1897. Meves, *Zur Struktur der Kerne in den Spinndrüsen der Raupen* (Arch. f. mikr. Anat., 1897, S. 573, Taf. XXVI, Bd XLVIII).
1869. Meyer, *Uber den Giftapparat der Schlangen* (Monatsb. der. König. Akad. d. Wissenschaf., 1869).

1896. A. Meyer, *Die Plasmaverbindungen und die Membranen von Volvox globeator, aureus und tertius, mit Rücksicht auf die thierischen Zellen* (Bot. Zeit., 1896, Bd LIV, S. 187-217, Taf. III).

1900. Michaelis, *Die vitale Färbung eine Darstellungsmethode der Zellgranula* (Arch. mikr. Anat., LV, 1900, S. 558-575).

1897. A. Michel, *Sur la composition des nucléoles* (C. R. Soc. biol. (10), t. IV, 1897, n° 7, p. 190-192).

1899. Möller Will, *Anatomische Beiträge zur Frage von der Secretion und Resorption in der Darmschleimhaut* (Zeit. Wiss. Zool., 1899, Bd LXVI, S. 69-135).

1898. Montgomery, *Comparative cytological Studies, with especial regard to the morphology of the nucleolus* (Journ. Morph., XV, 1898, p. 265-582).

1895. J. Mouret, *Contribution à l'étude des cellules glandulaires* (Journ. Anat. et Phys., 1895, t. XXXI, p. 220-237, pl. IV).

1830. J. Müller, *De glandularum secernentium structura penitiori*, 1830. p. 57.

1893. Nicoglu, *Ueber die Hautdrüsen der Amphibien* (Zeit. Wiss. Zoolog., 1893, Bd LVI).

1890. Nicolas (1), *Le noyau cellulaire dans la glande mucipare du Péripate* (Rev. biolog. du nord de la France, 1890, t. III, juin).

1891. A. Nicolas (2), *Recherches sur l'épithélium de l'intestin grêle* (Journ. Int. Anat. u. Phys., 1891, t. VIII).

1891. A. Nicolas (3), *Contribution à l'étude des cellules glandulaires. I. Les éléments des canalicules du rein primitif chez les Mammifères* (Intern. Monatsch. J. Anat. u. Phys., 1891, Bd VIII).

1892. A. Nicolas (4), *Contribution à l'étude des cellules glandulaires* (Arch. de physiol. normale et pathologique, 1892, 5e série (4), t. XXIV, p. 193-208, pl. III).

1892. F. Niemann, *Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Oberlippendrüsen einiger Ophidien* (Arch. f. Naturg., 1892, Bd I, S. 262, Taf. XIV).

1886. Nissen, *Ueber das Verhalten der Kerne in der Milchdrüsenzellen wachrend der Absonderung* (Arch. f. mikr. Anat., 1886).

1877. M. Nussbaum (1), *Ueber d. Bau und die Thätigkeit der Drüsen. Die Fermentbildung in d. Drüsen. I. Mittheilung* (Arch. f. mikr. Anat., 1877, Bd XIII, p. 721-754, Taf. XLIII).

1878. M. Nussbaum (2), II. *Mittheilung* (Arch. f. mikr. Anat., 1878, Bd XV, S. 119-133, Taf. VI).

1879. M. Nussbaum (3), III. *Mittheilung* (Arch. f. mikr. Anat., 1879, Bd XVI, S. 532-544, Taf. XXV).

1883. M. Nussbaum (4), *Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen* (Arch. f. mikr. Anat., 1883, Bd XXI, S. 343).

1883. M. Ogata, *Die Veränderungen der Pankreaszellen bei der Sekretion* (Arch. f. Anat. u. Phys., 1883, Phy. Abt., S. 405).

1900. Oppel, *Lehrbuch d. Verg. mikr. Anat. d. Wirbelthiere*, 1898-1900.

1887. J. Paneth, *Ueber die secernirenden Zellen des Dünndarms-Epithels* (Arch. f. mikr. Anat., 1887, Bd XXXI, S. 113-192, Taf. IX u. X).

1877. C. Partsch, *Beiträge zur Kenntniss des Vorderdarmes einiger Amphibien und Reptilien* (Arch. f. mikr. Anat., 1877, Bd XIV, S. 179-203, Taf. XII).

1896. A. Pettit, *Recherches sur les capsules surrénales* (Thèse de doctorat ès sciences. Paris, 1896, p. 90).

1901. A. Pettit et J. Girard, *Processus sécrétoires dans les cellules de revêtement des plexus choroïdes des ventricules latéraux, consécutifs à l'administration de muscarine et d'éther* (C. R. Soc. biologie, 27 juillet 1901).

1871. Pflüger, *Die Speicheldrüsen* (Stricker's Handbuch, Bd II, S. 306-332, 1871).

1894. Phisalix et Bertrand, *Sur la présence de glandes venimeuses chez les Couleuvres et la toxicité du sang de ces animaux* (C. R. Acad. des Sc., 1894, t. CXVIII, p. 76-79).

1896. Phisalix, *Antagonisme physiologique des glandes labiales supérieures et des glandes venimeuses chez la Couleuvre et la Vipère* (Bull. Mus. Hist. nat., 1896, p. 354).

1900. C. Phisalix (Mme) (1), *Travail sécrétoire du noyau dans les glandes granuleuses de la Salamandre terrestre* (C. R. Soc. biol., p. 481).

1900. C. Phisalix-Picot (Mme) (2), *Recherches embryologiques, histologiques et physiologiques sur les glandes à venin de la Salamandre terrestre* (Th. de doct. méd., Schleicher. Paris, 1900).

1898. A. Pizon, *Contribution à l'étude du rôle du nucléole* (C. R. Acad. Sc., CXXVII, 1898, p. 241-243).

1886. G. Platner (1), *Ueber die Entstehung des Nebenkerns und seine Beziehung zur Kerntheilung* (Arch. f. mikr. Anat., 1886, Bd XXVI, S. 343-369, Taf. XIV).

1889. G. Platner (2), *Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Theilung* (Arch. f. mikr. Anat., 1889, Bd XXXIII, S. 180-216, Taf. XII).

1900. P. Poljakov, *Biologie der Zelle. Die Zellenvermehrung durch Theilung* (Arch. mikr. Anat., LVI, 1900, 651-699, Taf. XXVIII-XXIX).

1897. A. Prenant (1), *Rapports du noyau et du corps protoplasmique dans les cellules des tubes hépatiques de l' « Oniscus murarius »* (C. R. Soc. biol. Paris, 1897, p. 147).

1898. A. Prenant (2), *Notes cytologiques sur des cristalloïdes dans la glande thymique du Caméléon* (Arch. d'Anat. microscop., 1897-98, t. I, p. 82-100).

1895. Prenant (3), *Sur le corpuscule central* (Ann. Soc. Sc. Nancy, 1895, t. XIII, p. 126-128).

1899. Prenant (4), *Sur le protoplasma supérieur (archoplasma, kinoplasma, ergastoplasma), étude critique* (Journ. Anat. Phys., 1899, XXXIV, 657-705; XXXV, 169-234, 408-466, 618-650).

1894. Ranvier, *Le mécanisme de la sécrétion* (Journ. de microgr., 1886-87-88, et C. R. Acad. Sc., t. CXVIII, 1894).

1895. H. Rabl, *Ueber das vorkommen von Nebenkernen in den Gewebezellen der Salamandra-larven, ein Beitrag zur Kenntniss der Amitose* (Arch. mikr. Anat., 1895, Bd XLV, S. 412-433).

1900. C. Regaud (1), *Note sur certaines différenciations observées dans le noyau des spermatocytes du Rat* (C. R. Soc. biol., 1900, p. 698-700).

1902. C. Regaud (2), *Sur les variations de chromaticité des noyaux dans les cellules à fonction sécrétoire.* (C. R. Soc. biol., 17 janv. 1902).

1901. C. Regaud et A. Policard (1), *Notes cytologiques sur les corps jaunes* (C. R. Assoc. anat.; Suppl., 1901, Bibliogr. anat.).

1902. C. Regaud et A. Policard (2), *Etude sur le tube urinifère de la Lamproie* (C. R. Assoc. anat., Bibliogr. anat., Suppl., 1902, p. 260).

1900. C. Regaud et A. Policard (3), *Phénomènes sécrétoires, formations ergastoplasmiques et participation du noyau à la sécrétion dans les cellules*

des corps jaunes, chez le Hérisson (C. R. Soc. biolog., 1900, p. 470-471).

1880. Reichel (1), *Ueber die morphologische Veraendungen der Thränendrüse bei ihrer Thätigkeit* (Arch. f. mikr. Anat., 1880, Bd XVII).

1882. Reichel (2), *Beitrag zur Morphologie der Mundhöhlendrüsen der Wirbelthiere* (Morph. Jahrb., 1882, Bd VIII).

1897. Renaut (1), *Traité d'Histologie*, t. II, fasc. 1, 1897).

1901. J. Renaut (2), C. R. Assoc. des anatom., Suppl. à la Bibliogr. anat., Congrès de Lyon, 1901.

1901. C. Saint-Hilaire, *Uber die Membrana propria der Speicheldrüsen bei Mollusken und Wirbelthieren* (Anat. Anz., 1901, Bd XIX, S. 478-480).

1903. C. Saint-Hilaire, *Ueber den Bau des Darmepithels bei Amphiuma* (Anat. Anz., 14 février 1903).

H. Schäffer John, *Artificial production of the sickle stage of the nucleolus* (Journ. app. Micr., vol. 2, p. 321-322).

1884. Schiefferdecker, *Zur Kenntniss des Baues der Schleimdrüsen* (Arch. f. mikr. Anat., Bd XXIII, 1884).

1882. C. Schmidt, *Uber Kernveränderungen in der Secretionszellen* (Inaug. Diss. Breslau, 1882).

1902. C. Schneider, *Lehrbuch. d. Vergleich. Histologie.* Iena, 1902.

1889. Schultz, *Ueber die Giftdrüsen der Kröten und Salamander* (Arch. f. mikr. Anat., 1889, Bd XXXIV, S. 40).

1872. Schwalbe, *Beiträge zur Kenntniss der Drüsen in der Darmwandungen* (Arch. f. mikr. Anat., Bd VIII, p. 92-140, 1872).

1845. Von Siebold, *Ueber die spermatozoiden der Locustinen* (Nov. Act. Ac. C. L. C. nat. curios, 1845, Bd XXI, S. 250, Taf. XIV).

1900. N. Sjöbring, *Ueber Formol als Fixirungsflüssigkeit-Allgemeine über der Bau der lebenden Zellen* (Anat. Anz., XVII, 1900, p. 273).

1818. Th. Smith, *On the structure of the poisonous fangs of Serpents* (Phil. Trans. of the R. S. of London, 1818, pl. II, p. 471).

1894. B. Solger (1), *Zur Kenntniss der secernierenden Zellen der gland. submaxillaris des Menschen* (Anat. Anz., Bd IX, nos 13 et 14, 1894).

1896. B. Solger (2), *Ueber den feineren Bau der gland. submaxillaris des Menschen* (Festsch. f. Carl Gegenbaur, 1896, Bd II).

1900. H. Stassano (1), *Le rôle du noyau des cellules dans l'absorption* (C. R. Acad. des Sc., 1900, t. CXXX, p. 1780-1783).

1900. Stassano (2), *Sur la fonction du noyau dans la formation de l'hémoglobine et dans la protection cellulaire* (C. R. Acad. des Sc., 1900, t. CXXXI, p. 298-301).

1888. Steinhaus (1), *Métamorphose et gemmation indirecte des noyaux* (Arch. de phys. normal. et pathologique, 1888, 20, 4e série, II, p. 60-78, pl. II et III).

1890. Steinhaus (2), *Ueber parasitaere Einschlüsse in den Pankreaszellen der Amphibien* (Beitr. zur pathol. Anat. u. Allg. Patholog. Ziegler., 1890, VII).

1889. Stintzing (1), *Zum feineren Bau und zur Morphologie der Magenschleimhaut* (Sitz. der. Gesells. f. Morph. und Physiolog. zu München, 1889).

1899. R. Stintzing (2), *Zur Structur der Magenschleimhaut* (Festschr. Kupp. Jena, 1899, Bd VI, S. 53-56. Analyse Zool. Anz., 1899).

1887. Stöhr, *Ueber Schleimdrüsen* (Fetschr. f. Albert von Kölliker. Leipzig, Engelmann, 1887).

1887. Stölnikoff, *Vorgänge in den Leberzellen insbesondere bei d. Phosphorvergiftung* (Arch. f. Physiol., 1887, Suppl.).

1876. Swiecicki (Heliodor Von), *Untersuchungen über die Bildung und Ausscheidung des Pepsins bei den Batrachiern* (Pflüger's Archiv, 1876, Bd XIII, S. 444-453).

1899. A. Théohari (1), *Existence de filaments basaux dans les cellules principales de la muqueuse gastrique* (C. R. Soc. biol., 1899, t. I, p. 341-343).

1899. A. Théohari (2), *Étude sur la structure fine des cellules principales de bordure et pyloriques de l'estomac à l'état de repos et à l'état d'activité sécrétoire* (Arch. Anat. micr., 1899, t. III, p. 11-34).

1899. C. J. Tortora, *Sulle cellule glandulari dello stomaco* (Riforma Medica, 1899, t. II, p. 267).

1895. A. Trambusti (1), *Contributo allo studio della fisiologia della cellula* (Sper., 1895, XLIX, p. 194).

1898. A. Trambusti, *Le mécanisme de sécrétion et d'excrétion des cellules rénales en conditions normales et en conditions pathologiques* (Arch. ital. de Biol., 1898, t. XXX, p. 426).

1890. Van Gehuchten (1), *Recherches histologiques sur l'appareil digestif de larve de la Ptychoptera contaminata*, 1re partie (La Cellule, 1890, t. VI, fasc. 1, p. 185-189).

1891. Van Gehuchten (2), *Le mécanisme de la sécrétion* (Anat. Anz., 1891, Bd VI, S. 12-25).

1892. Van Gehuchten (3), *Contribution à l'étude du mécanisme de l'excrétion cellulaire* (La Cellule, t. IX, 1892).

1893. Ver Eecke, *Modifications de la cellule pancréatique pendant l'activité sécrétoire* (Arch. de Biol., 1893, t. XIII, p. 61-88, pl. III et IV).

1900. P. Vigier (1), *Note sur le rôle du nucléole dans la sécrétion* (C. R. Soc. biol., 1900, vol. LII, p. 446).

1900. P. Vigier (2), *Le nucléole dans les glandes à venin du Triton* (C. R. XIIIe Congrès intern. de méd. Paris, 1900. Sect. hist., p. 57-59).

1900. P. Vigier (3), *Le nucléole. Morphologie et physiologie* (Thèse de doct. en médecine. Paris, 1900).

1901. P. Vigier (4), *Les pyrénosomes (parasomes) dans les cellules de la glande digestive de l'Écrevisse* (C. R. Assoc. anat., IIIe Congrès. Lyon, 1901, p. 140-146).

1901. P. Vignon (1), *Sur l'histologie du Ver à soie* (Bull. Soc. Zool. France, p. 114, t. XXVI, n° 47, 1901).

1901. Vignon (2), *Recherches de cytologie générale sur les épithéliums*. Thèse de doctorat ès sciences (Arch. de Zool. expér., 1901, p. 371-715).

1895. G. S. West (1), *On the buccal glands and Teeth of certain Poisonous Snakes* (Proc. Zool. Soc. London, 1895, p. 182).

1898. G. S. West (2), *On the Histology of the salivary Buccal and Harderian glands of the Colubridæ* (Journ. of the Linn. Soc. London, 1898, vol. XXVI, p. 517-527).

1895. Vom Rath, *Ueber den feineren Bau der Drüsenzellen des Kopfes von Anilocra mediterranea* (Zeits. Wiss. Zool., 1895, Bd LX, S. 1-89).

1901. Wertheimer et Laguesse, *Sur l'indépendance du grain de zymogène et du ferment diastasique dans le pancréas* (C. R. Soc. biolog., n° 17, p. 497).

1872. Wiedersheim, *Die feineren Structurverhältnisse der Drüsen im Muskelmagen der Vögel* (Arch. f. mikr. Anat., Bd VIII, 1872, p. 435).

1845. Von Wittich, *Inaug. diss. Hall.*, 1845.

1886. Zerner, *Ein Beitrag zur Theorie der Drusen Sekretion* (Wiener Med. Jahrb., 1886, S. 191-200).
1898. K.W. Zimmermann, *Beiträge zur Kenntniss einiger Drüsen und Epithelien* (Arch. mikr. Anat., LII, 552-698, 1898).

II

1899. Achalme, C. R. Soc. Biol., 1899, p. 568.
Beckmann, Zeits. f. Analyt. Chemie, t. XXXVI, p. 727.
1859. Cl. Bernard, 1° *Leçons sur les effets des substances toxiques et médicamenteuses*, 1857, p. 98. — 2° *Liquides de l'organisme*, 1859, p. 486.
1843. Lucien Bonaparte, Gaz. tosc. d. Sc. medic., 1843.
1889. L.-A. Bottard, *Les Poissons venimeux* (Thèse de médecine, 1889, p. 157).
1877. Bougarel, *De l'amygdaline* (Thèse de Pharmacie. Paris, 1877, p. 45).
1885. E. Bourquelot (1), *Recherches sur les phénomènes de la digestion chez les Mollusques céphalopodes* (Thèse de doctorat ès sciences. Paris, 1885, p. 47).
1886. Bourquelot (2), *Recherches sur les propriétés physiologiques du maltose* (Journ. de l'Anat. et de la Physiol., 1886, p. 162-204).
1887. Bourquelot (3). *Sur les caractères de l'affaiblissement éprouvé par la diastase (amylase) sous l'action de la chaleur* (Ann. Instit. Pasteur, 1887, t. I, 337-346).
1893. Bourquelot (4), *Ferments solubles sécrétés par l'Aspergillus Niger* V.Thg., *et le Penicillium glaucum* Lmk. (Bull. Soc. biol., 1893, p. 653).
1893. Bourquelot (5), *Présence et rôle de l'émulsine dans quelques champignons parasites des arbres ou vivant sur le bois* (Bull. Soc. biolog., 1893, p. 804).
1894. Bourquelot (6), *Maltose et tréhalose, étude chimico-physiologique* (Conf. de chimie faites au laboratoire de M. Friedel, 1893-94, p. 147 (6).
1896. Bourquelot (7), *Les ferments solubles* (Paris, 1876, avant-propos, p. vi).
1902. Bourquelot (8), *Sur l'hydrolyse des polysaccharides par les ferments solubles* (Journ. de pharm. et de chimie, 15 décembre 1902, p. 578-584).
1903. E. Bourquelot (9), *Généralités sur les ferments solubles qui déterminent l'hydrolyse des polysaccharides* (C. R. Soc. biolog., 21 mars 1903, et C. R. Acad. des Sc., 23 mars 1903).
1899. Bourquelot et Herissey, *Sur la présence d'un ferment soluble protéo-hydrolytique dans les champignons* (Bull. Soc. Mycol. de France, t. XV, 1899, p. 60-67).
1895. Calmette (1), *Contribution à l'étude des venins, des toxines et des sérums antitoxiques* (Ann. Inst. Pasteur, 1895, p. 225).
1902. Calmette (2), *Action hémolytique du venin de Cobra* (C. R. Acad. des Sc., juin 1902).
1897. Camus et Gley, *Influence de la température et de la dilution sur l'activité de la présure* (Arch. de Physiol. exp. et pathol., 1897, p. 810).
1897. L. Camus et E. Gley, *Action du sérum sanguin et des solutions de propeptone sur quelques ferments digestifs* (Arch. de Physiol. exp. et pathol., XXIX, 5e série (9), 1897, p. 764).

1902. H. Coutière, *Sur la non-existence d'un appareil à venin chez la Murène Hellène* (C. R. Soc. biol., n° 23, p. 787-88).
1902. Delezenne, *Sur l'existence d'une kinase dans le venin des Serpents* (C. R. Acad. des Sc., 11 août 1902).
1899. Duclaux, *Traité de microbiologie*, t. II. *Diastase, toxines et venins*, p. 389).
1880. C. Émery, *Glandole velenose dei Serpente* (Ann. del. Mus. Civ. di Hist. nat., 1880, vol. XV, p. 557).
1894. Fermi et Montisano, Apoth. Zeit., 1894, IX, p. 534.
1902. Flexner Simon et Noguchi Hideyo, *Les propriétés hémolytiques, bactériolytiques et la toxicité du venin des Serpents* (The Journ. of expérim. med., 1902, 17 mars, t. V, p. 277).
1781. F. Fontana, *Traité sur le venin de la Vipère* (Florence, 1781, t. I, p. 51 et 82).
1898. Fraser, Centralb. f. Bakt. et Parasit., 1898, n° 42.
1869. A. Gautier (1), *Étude sur les fermentations* (Thèse d'agrégation, 1869, p. 100).
1896. A. Gautier (2), *Les toxines microbiennes*. Paris, 1896, p. 480.
1902. A. Gautier (3), *La chimie de la cellule vivante*. Paris, 1902, p. 120.
1896. Gérard, *Sur le dédoublement de l'amygdaline dans l'économie* (Journ. de pharm. et de chimie, III, 1896, p. 233).
1890. L. Guignard, *Sur la localisation dans les amandes et le laurier-cerise des principes qui fournissent l'acide cyanhydrique* (Journ. de pharm. et de chimie, XXI, 1890, p. 233).
1899. E. Hérissey, *Recherches sur l'émulsine* (Thèse de doctorat en pharmacie. Paris, 1899).
1893. Hildebrandt, Virchow's Archiv, 1893, t. CXXXI, p. 32.
Jacobson, Zeits. f. Physiol. chem., Bd XVI, p. 430.
1884. De Lacerda, *Leçons sur le venin des Serpents du Brésil*, 1884.
1899. Langer, *Untersuchungen uber das Bienengift* (2te *Mittheilung*) (Arch. int. de Pharm., vol. VI, 1899, p. 181).
1902. L. Launoy (1), *Action amylolytique des glandes salivaires chez les Ophidiens* (Bull. Mus. Hist. nat., 1902, p. 38-43).
1902. Launoy (2), *Action protéolytique des glandes salivaires chez les Ophidiens* (Bull. Mus. Hist. nat., 1902, n° 5, p. 365-371).
1902. Launoy (3), I. *Action de quelques venins sur les glucosides.* — II. *Action du venin de Cobra sur l'émulsine* (C. R. Soc. biol., 7 juin 1902).
1902. Launoy (4), *Sur l'action protéolytique des venins* (C. R. Acad. des Sc., 1er septembre 1902).
1844. Laveran et Millon, *Mémoire sur le passage de quelques médicaments dans l'économie animale et sur les modifications qu'ils y subissent* (Ann. de Chim. et Phys., XII, 1844, p. 145).
1873. Leydig, *Ueber die Kopfdrüsen einheimischer Ophidien* (Arch. f. mikr. Anat., 1873, p. 627-629).
1837. Liebig et Wöhler, *Ueber die Bildung des Bittermandelöls* (Ann. de Pharm., XXII, 1837, p. 1).
1860. H. Milne-Edwards. *Leçons de physiologie*, 1860, p. 224.
Moriggia et Ossi, Arch. ital. de biolog., XIV, p. 436.
1899. Mosso, *Reference* (Hoffmann Schwalbe's Jahresb., 1899, t. II, p. 359).
1900. P. Nollf, *Contribution à l'étude des sérums antihématiques* (Ann. Inst. Pasteur, 1900, p. 297-330).
1866. Owen, *Comparat. Anatomy and Physiology of Vertebrate*, 1866, t. I, p. 440.

1861. Philouze, *Note sur le venin d'Abeille* (Ann. Soc. Linn. de Maine-et-Loire, 1861, p. 1-5).
1896. Phisalix (1), *Action du filtre de porcelaine sur le venin de Vipère* (C. R. Acad. des Sc., 1896).
1902. Phisalix (2), *Étude comparée de l'hématolyse par les venins, chez le Chien et le Lapin* (C. R. Acad. des Sc., CXXXV, 1902).
1830. Robiquet et Boutron, *Nouvelles expériences sur les amandes amères* (Ann. de chimie et de physique, XLIV, 1830, p. 352).
1830. Rudolphi, *Grundriss der Physiologie*, 1830, Abt. II, p. 61.
1902. H. Sachs, *Contribution à l'étude du venin de l'Araignée porte-croix* (Beitr. Chem. Phys. und Pathol., t. II, S. 125-133); *Analyse de Lambling* (Bull. Soc. chimique. de Paris, p. 444, février 1903).
1857. Staedeler, *Kleinere Mittheilungen uber die Wirkung des Menslichen Speichels auf glucoside* (Journ. f. pract. Chem., LXXII, 1857, S. 250).
1898. Studenski, Ann. Inst. Pasteur, t. XIII, 1898, n° 2.
1889. Tammann, Zeits. f. Physiol. chem., t. III, p. 27, 1889.
1898. Wehrmann, *Contribution à l'étude du venin des Serpents* (Ann. Inst. Pasteur, 1898, t. XII, p. 510-516).
1886. Weir-Mitchell, *Researches upon Venom of the Rattlesnakes* (Smit. Contribut. to Knowledge, 1860, p. 97; 1886, p. 136).
1899. E. Yung, *Recherches sur la digestion des Poissons* (Arch. de Zool. exp., 1899, p. 121-201).

ADDENDUM

1901. W. R. H. Kranenburg, *Sur les cellules des glandes de l'estomac qui sécrètent de l'acide chlorhydrique et celles qui sécrètent de la pepsine* (Arch. du Mus. Teyler., 2e série, vol. VII, 4e partie, p. 245-309, pl. I et II).
1902. A. Policard, *Notes sur la spermatogénèse des Reptiles. — Le syncitium nourricier de « Lacerta muralis »* (Bibl. anat., t. XI, 1902, p. 137-144).
1902. Conte et Vaney, *Sur les émissions nucléaires observées chez les Protozoaires* (C. R. Acad. Sc., 1902, t. CXXXV, n° 26, p. 1315-1317).
1903. Conte et Vaney, *Sur la structure de la cellule trachéale de l'Œstre et l'origine des formations ergastoplasmiques* (C. R. Acad. des Sc., 1903, 2 mars, p. 561).

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

LETTRES COMMUNES A TOUTES LES FIGURES DE LA PLANCHE I

n, nucléole principal.
n', nucléole de division.
n'' nucléole de troisième génération.
g. i. nu, grains intranucléolaires.
v. nu, vacuoles nucléolaires.
p. nh, périphérie nucléolaire hématéinophile.
hn, halo nucléolaire.
gv, grain de vénogène.
gve, grain de venin.
py, pyrénosome.
v. erg, vénogène ergastoplasmique.
gj. no, grains juxta-nucléaires.
in. cy, inclusion cytoplasmique.
nm, noyau de la cellule musculaire.
l, leucocyte.
b, basale.
nb, noyau de la basale.
fh, formation hyaline.
v. j. nu, vacuole juxta-nucléolaire.
gpno, grains périnucléolaires.

La cellule à venin de la Vipère.

Fig. 1. — Noyau de cellule venimeuse de *Vipera aspis* au stade de repos. Coloration au magenta suivi du mélange de Benda. Le noyau est englobé à sa base par une formation ergastoplasmique non différenciée en filaments. La membrane absorbe le Magenta. Le nucléole, qui montre dans sa masse des points bien définis de plus forte coloration, est entouré d'un cercle de cinq granulations chromatiques, continues par un filament. La chromatine est disposée en cercle concentrique à la membrane, et sur les points nodaux du réseau. Dans le cytoplasma, quatre grains de vénogène paranucléaires. Ces granulations dans la triple coloration d'Ehrlich sont fuchsinophiles.

Dessin à la chambre claire. Obj., $1^{mm},6$ (Krauss); oculaire, 8 comp.

Fig. 2. — Un groupe de cellules à vénogène. Le noyau précédent répond à ce stade. Les grains de vénogène sont ici peu nombreux. L'extrémité apicale des cellules est remplie par de très fins granules de venin, acidophiles, colorés en vert dans la double coloration magenta-lichtgrün; absorbant l'orange G ou quelquefois l'orange et la fuchsine, ce qui leur donne une coloration rouge-orangé dans la triple coloration d'Ehrlich, après fixation au $HgCl^2$ acétique. On remarque, dans la cellule 3, des grains de vénogène paranucléaires, presque contigus à la membrane nucléaire. Les cellules mesurent entre 30 μ et 34 μ de hauteur, sur 6 à 7 μ de large. Les noyaux mesurent de 5 à 6 μ.

Dessin à la chambre claire; obj. imm. homog., foy. $1^{mm},6$ (Krauss); oculaire, foyer 25^{mm} (Krauss).

Fig. 3. — Cellules venimeuses après trois décharges de venin. Le corps cellulaire est rempli de grains très fins de venin ; on observe encore en *gv* un gros grain de vénogène. Les noyaux se colorent d'une façon presque homogène par la safranine. Dans la cellule de droite, le nucléole est entouré d'un halo ; dans la cellule de gauche des grains de vénogènes safranophiles. Le noyau a subi un léger mouvement d'antéro-pulsion. La distance qui sépare le noyau de la vitrée est de 10 à 14 μ. L'épithélium est légèrement diminué de hauteur ; les cellules figurées mesurent de 30 à 32 μ de hauteur. Les noyaux, dans leur diamètre longitudinal, mesurent 7 μ.

Obj. $1^{mm},6$ homog., ocul. foyer 25^{mm} (Krauss).

Fig. 4. — Cellules sans inclusions granuleuses de vénogène ou de venin, sauf quelques vacuoles au pôle apical, contenant un grain, plus fortement coloré que le cytoplasma qui l'entoure. Les grains de chromatine sont appliqués contre la périphérie interne de la membrane. Le protoplasma basal se montre très finement granuleux. Dans ces cellules, le venin est sous forme dissoute.

Mêmes oculaire et objectif que précédemment.

Fig. 5. — Cellules à venin après injection de muscarine. Turgor nucléaire ; les noyaux mesurent de 6 à 7 μ. Les cellules ont subi une turgescence verticale ; leur hauteur peut atteindre 40 à 42 μ ; celles figurées ont 37 et 38 μ. Dans le corps cellulaire, on rencontre des grains de vénogène. Les noyaux sont entourés d'un petit cercle ayant absorbé la safranine.

Obj. $1^{mm},6$ homog., ocul. 25^{mm} (Krauss).

Fig. 6. — Cellules à venin, un quart d'heure après l'injection de $0^{gr},02$ de nitrate de pilocarpine. Turgescence latérale ; en *l*, un leucocyte migrateur. Au pôle postérieur de chaque noyau figuré, une ou deux grosses granulations fortement colorées. La membrane nucléaire absorbe encore la safranine. Les cellules mesurent 9 μ de largeur. Les noyaux mesurent 6 μ à 7μ,5, ils sont sphériques. Ils sont entourés d'une zone claire, que j'ai figurée sans vouloir en interpréter la signification. Ces formations se rencontrent fréquemment sur les pièces fixées au liquide de Lindsay.

Obj. $1^{mm},6$ imm. homog., ocul. 25^{mm}.

Fig. 7. — Cellules venimeuses de *Vipera aspis*, une demi-heure après l'injection de $0^{gr},04$ de nitrate de pilocarpine. La membrane nucléaire n'absorbe plus les colorants nucléaires. Le cytoplasma basal est vacuolisé. Le turgor nucléaire est très prononcé ; les noyaux mesurent de 7 à 8 μ. La régression chromatinienne est très accentuée.

Fixation au liquide de Lindsay. Obj. $1^{mm},6$; imm. homog. ; ocul. 25^{mm}.

Fig. 8. — Cellules venimeuses de *Vipera aspis*, deux heures et demie après l'injection de $0^{gr},08$ de nitrate de pilocarpine. Les noyaux mesurent de 6 à 8 μ ; ils sont souvent déformés, elliptiques. La limite apicale des cellules (34 à 40 μ) n'est plus distincte du contenu de la lumière.

Fig. 17. — La cellule venimeuse après injection de sulfate d'atropine. Fixation au $HgCl^2$ acétique, coloration triacide. On remarque ici un grain de vénogène antéparanucléaire, ayant l'aspect d'un pyrénosome. Le protoplasma apical est condensé, granuleux, acidophile. La cellule mesure 20 μ à 24 μ, le noyau 4 à 5 μ.

Fig. 9. — Noyau de la cellule venimeuse, après deux ou trois piqûres ; fixation au liquide de Lindsay, coloration au magenta-lichtgrün ; on remarque ici au pôle antérieur une enclave de cinq grains de vénogène para-anténucléaires ; deux granulations juxta-nucléaires. Une formation hyaline, à réaction chromatique nucléaire,

Fig. 10. — Même stade du noyau. Ici les grains de vénogène sont post-paranucléaires. La formation hyaline occupe la même situation que les grains de vénogène.

Dans les figures 9 et 10, le nucléole est en pyrénolyse.

Fig. 11. — Noyau de la cellule venimeuse après *n* décharges de venin. En *gve*, des grains de venin acidophiles, en *gv* des grains de vénogène. Autour du nucléole, on remarque : la zone périphérique, fixant plus fortement le colorant de la chromatine. Le nucléole est réduit à un centre fuchsinophile, une zone claire peu colorée et une périphérie hématéinophile. Il est très réduit de volume.

Les figures 9, 10 et 11 : obj. imm. homog, $1^{mm},6$; ocul. 8 comp.; dessin à la chambre claire.

Le noyau de la cellule à venin du Triton cristatus.

Fig. 12. — Type anormal de division nucléolaire longitudinale. Fixation au $HgCl^2$ acétique. Coloration au triacide.

Fig. 13. — Phénomènes de pyrénolyse : *n*, un gros nucléole entouré de caryosomes colorés par le vert de méthyle ; en *n'*, deux petites masses à réaction nucléolaire.

Fig. 14. — La cellule venimeuse jeune ; coloration au triacide après fixation au $HgCl^2$ acétique. Le corps cellulaire est rempli de gros grains de vénogène fuchsinophiles.

Obj. imm. $1^{mm},6$; ocul. 25^{mm}.

Le noyau de la cellule à venin du Buthus europæus.

Fig. 15-16. — L'extrémité basale de deux cellules à venin, coupe oblique. Dans la figure 15, on remarque (cellule de gauche) les grains de chromatine disposés en ellipse autour du nucléole. A la périphérie du noyau, des grains de vénogène fuchsinophiles, réduits à un point central bien coloré, la périphérie se colorant mal; dans la figure 16, en *gv* des grains de vénogène, en *gve* des grains de venin élaboré, acidophiles. Si on compare les figures 15 et 16, la régression chromatinienne dans les noyaux de la figure 15, est ici évidente. Ces noyaux comme le protoplasma basal se colorent d'une façon presque uniforme avec le réactif de la chromatine.

Obj. imm. homog., $1^{mm},6$; ocul. 25^{mm}.

Fig. 18-19. — Exode de grains de vénogène, fuchsinophiles. Phénomènes de pyrénolyse. Dans la figure 19, on remarque trois grosses granulations de vénogène, englobées dans une même zone hyaline achromatique, réfringente. La membrane à ce niveau est légèrement déprimée, mais sans solution de continuité.

Fig. 20. — Une granulation à réaction chromatique nucléolaire est placée sur le noyau ; dans la figure, elle paraît enchâssée dans la membrane.

Dans les figures 18, 19 et 20, les dessins ont été faits avec obj. imm. homog. $1^{mm},6$, oculaire 8 comp. Fixation au $HgCl^2$; coloration au triacide sur des glandes faradisées.

Fig. 21-22. — Noyaux quiescents.

Obj. imm. homog. $1^{mm},6$; ocul. 25^{mm}.

Fig. 25. — Noyau de cellule faradisée ; régression chromatinienne.

Fig. 26. — Cellules sécrétrices après faradisation ; les cellules sont limitées

sur la lumière par une zone ectoplasmique un peu plus condensée ; elles contiennent, à leur pôle apical, une grosse vacuole bourrée de grains fuchsinophiles ; leurs limites latérales ne sont pas distinctes ; à la base on remarque un très grand nombre de noyaux.

Obj. imm. homog. $1^{mm},6$; ocul. 25^{mm} de foyer.

Fig. 27-28. — Enclaves cytoplasmiques.

Fig. 29, 34, 35, 40. — Figures montrant des nucléoles à vacuole centrale. Dans les figures 29, 34 et 40, on voit un pyrénosome ou deux pyrénosomes paranucléaires. Le caryoplasma est granuleux, se colore faiblement en rose par la fuchsine. Dans la figure 35, on remarque une vacuole juxta-nucléolaire ayant absorbé la fuchsine. Dans la figure 34, le nucléole affecte l'aspect d'un **8**.

Obj. imm. homog. $1^{mm},6$; ocul. 8 comp.

Fig. 33. — Groupe de cellules migratrices, renfermées dans une grosse vacuole du cytoplasma.

Le noyau de la cellule à venin de la Scolopendra morsitans.

Fig. 23. — Noyau à l'état quiescent. Les grains de chromatine sont disposés en cercles concentriques. Le nucléole montre une vacuole centrale, une périphérie basophile à l'intérieur de laquelle sont appliquées deux granulations. A la base du noyau, une vacuole. Au pôle antérieur, une formation hyaline.

Fig. 24. — Démonstration du vénogène ergastoplasmique. Dans le noyau qui se colore uniformément par le mélange de Benda, on ne constate plus un seul grain de chromatine. Les formations basales sont au contraire volumineuses. Les grosses mottes chromatiques post-nucléaires, se pulvérisent à mesure qu'elles avancent à la périphérie, en même temps la chromaticité varie.

Fig. 31, 32, 37. — Différents aspects du nucléole dans des noyaux de glandes faradisées.

Fig. 39. — La cellule après faradisation. Dans ces deux noyaux, on voit un nucléole de division, prêt à émigrer dans le cytoplasme ; en *gv* un grain de vénogène.

Le noyau de la cellule à venin de la Couleuvre.

Fig. 30. — La cellule à vénogène.

Obj. imm. homog., $1^{mm},6$; ocul. 8 comp.

Fig. 36. — La cellule à grain de venin, même coloration que précédemment : Magenta, mélange de Benda.

Obj. imm. homog., $1^{mm},6$; ocul. 25^{mm}.

Fig. 38. — Cellule à vénogène, montrant un nucléole à granulations périphériques intranucléolaires. Le noyau est entouré d'une zone hyaline très faiblement colorée en rose.

Obj. imm. homog., $1^{mm},6$; ocul. 8 comp.

LANCHE II

LETTRES COMMUNES A TOUTES LES FIGURES DE LA PLANCHE II

n, nucléole primaire.
n', nucléole de division.
n'', nucléole de troisième génération.
gi. nu, grains intranucléolaires.
v. n. u, vacuole nucléolaire.
pnh, périphérie nucléolaire hématéinophile.
hn, halo nucléolaire.
c. zy, caryozymogène.
cy, caryosome.
py, pyrénosome.
c. pyr, corps pyrénosoïde.
vj. nu, vacuole juxta-nucléaire.
v. cy, vacuole cytoplasmique.
cz. erg, caryozymogène ergastoplasmique.

Le noyau de la cellule digestive de l'Eupagurus Bernhardus.

Fig. 1. — Noyau après division du nucléole primaire en deux nucléoles fils. Le volume du noyau égale 17 μ ; le nucléole postérieur, 4 μ ; le nucléole antérieur, 2μ,5. On remarque dans chacun de ces nucléoles des granulations internes. Autour du plus gros nucléole, la chromatine forme un contour feuilleté, sur la périphérie duquel sont des grains de chromatine. La substance centrale acidophile ne se distingue pas de la substance périphérique. Les granulations périphériques au nucléole sont appelées à émigrer dans le caryoplasma Dans les colorations au triacide, ces granulations et la zone périphérique du nucléole se colorent par le vert de méthyle.

Fig. 2. — Noyau au repos, 19 μ. Le nucléole (4μ,5) présente des grains périphériques internes, et une grosse granulation centrale. Les caryosomes sont assez nettement répartis en zones concentriques à la membrane. Le caryoplasma, comme dans le cas précédent, absorbe légèrement la fuchsine, il est granuleux.

Fig. 3. — Noyau, 19 μ. Fonte de la substance nucléoaire périphérique.

Fig. 6. — Noyau, 18 μ. Présente à sa base un pyrénosome (3 μ) englobé dans une masse de cytoplasma basal. A ce pyrénosome correspond une encoche de la membrane nucléaire. Autour du nucléole, à grosse vacuole centrale, absorbant intensivement la fuchsine, on remarque des grains de chromatine, périphériques. Ces grains sont volumineux (1 μ à 2 μ). Ils sont disposés radiairement et contigus à la périphérie basophile du nucléole. Entre la vacuole centrale et la périphérie, on observe une couronne de substance acidophile.

Fig. 7. — Noyau, 19 μ. Contient deux nucléoles. A la base, un pyrénosome, devenu corps pyrénosoïde. A côté de ce corps pyrénosoïde en fragmentation ; une vacuole de graisse.

Fig. 8. — Noyau, 20 μ. Fonte de la substance basophile nucléolaire.

Fig. 11. — Noyau, 30 μ. Le pyrénosome s'est fragmenté en trois pyrénosomes secondaires.

Fig. 12. — Noyau, 19 μ. Régression chromatinienne en corrélation avec l'existence de caryozymogène ergastoplasmique.

Fig. 13. — Portion médiane d'une cellule montrant des grains de prozymase et des corps pyrénosoïdes.

Fig. 14. — Pyrénosome en transformation.

Le noyau de la cellule digestive du Cancer pagurus.

Fig. 4. — Caryozymogène ergastoplasmique.
Fig. 5. — Noyau à nucléole en cysticerque.
Fig. 9. — Grains de caryozymogène juxta-nucléaires ; corps pyrénosoïde et grains de caryozymogène contenus dans une même vacuole.
Fig. 10. — Noyau à nucléole en cysticerque. Le nucléole est en voie d'expulsion.

RECHERCHES

SUR

LES COLORATIONS TÉGUMENTAIRES

Par le Dr HENRI MANDOUL,

PRÉPARATEUR DE ZOOLOGIE A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE TOULOUSE

INTRODUCTION

La couleur est une propriété générale des corps. Elle résulte dans les êtres vivants comme dans les corps inanimés des mêmes phénomènes physiques. Mais elle est loin de se présenter chez les premiers avec le même caractère de simplicité que chez les seconds.

En effet, la coloration des êtres vivants se traduit bien par la production de phénomènes physiques, mais ces phénomènes se manifestent sur le substratum complexe qu'est la matière vivante : celle-ci est *active*, elle peut modifier sa structure dans le temps et, à des moments différents, ne plus être identique à elle-même ; elle est également *hétérogène*, car elle peut donner lieu à des phénomènes dissemblables se produisant d'une façon simultanée. Ses manifestations ne sont donc continues ni dans le temps, ni dans l'espace.

A cause de ces propriétés, les recherches offrent de sérieuses difficultés. Les variables sont nombreuses et leur

réduction, que l'on sait être une condition essentielle de l'expérimentation, est difficile à effectuer (1).

Afin de donner un caractère général à ces recherches, j'ai emprunté les matériaux aux diverses branches du règne animal, et parfois même, il m'a paru utile d'étendre mes investigations en dehors du domaine de la Zoologie (Pathologie, Botanique).

Tous ces faits forment un ensemble duquel j'ai essayé de dégager les données essentielles des phénomènes de la coloration.

Mon travail est divisé en deux parties : dans la première, j'ai déterminé les conditions dans lesquelles se produit la coloration ; dans la seconde, j'ai cherché à déduire sa signification.

Ces recherches ont été faites dans le Laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences de Toulouse. Je suis heureux d'adresser à M. le professeur G. Moquin-Tandon l'expression de ma profonde gratitude pour l'intérêt qu'il n'a cessé de me témoigner et les utiles indications qu'il m'a fournies au cours de ce travail.

Il m'est particulièrement agréable de m'acquitter auprès de M. Léon Jammes, maître de conférences de zoologie, d'un devoir d'amitié. Je lui dois un appui éclairé et de précieux

(1) Cette complexité et cette hétérogénéité de la matière vivante place les téguments dans des conditions souvent peu favorables pour l'observation précise. Ainsi, par exemple, quand on observe au spectroscope une coquille irisée, des plumes à reflets métalliques, on voit que leur couleur est très variable dans des points voisins. Si l'on choisit une région paraissant homogène, on est encore gêné par l'irrégularité de la surface qui n'est plane que sur une portion extrêmement faible (Voy. plus loin : *Observation des spectres cannelés*, p. 244). De même, dans les expériences spectrophotométriques, tantôt le phénomène principal est masqué par sutie de la superposition de pigments différents, tantôt l'épaisseur des téguments est très variable. Pour un même fragment, où les conditions requises pour l'observation semblent réalisées, la transparence, l'épaisseur de l'écran pigmentaire, les dimensions des grains de pigment ne sont à peu près constantes que pour une région très restreinte. De là la nécessité de procédés spéciaux permettant d'effectuer des mesures sur des régions très peu étendues, les seules où le phénomène soit constant ou tout au moins continu (Voy. plus loin : *Mesures spectrophotométriques*, p. 273).

conseils. Dans nos relations constantes du laboratoire, nous avons fait de nombreux échanges d'idées, et ces rapports journaliers m'ont été d'un grand profit. On reconnaîtra, en outre, dans l'illustration de cet ouvrage, le caractère artistique qui est la marque de tous les travaux auxquels s'intéresse M. Jammes. Qu'il reçoive l'expression de mon affectueuse sympathie.

J'ai eu recours à la compétence de M. Ch. Camichel, maître de conférences de physique, pour toutes les questions d'optique qui intéressent ce travail. J'ai trouvé, au Laboratoire de Physique de la Faculté des Sciences, les divers moyens d'investigation nécessités par ces recherches. C'est pour moi un véritable plaisir d'adresser ici à M. Camichel mes remerciements les plus cordiaux.

M. le professeur A. Giard m'a aidé, à maintes reprises, de ses encouragements. J'ai puisé dans son enseignement sur les « Colorations animales » et sur les « Facteurs primaires de l'évolution » des documents qui m'ont été des plus utiles. Qu'il daigne recevoir l'assurance de ma profonde et respectueuse gratitude.

M. le professeur Ed. Perrier, directeur du Muséum d'Histoire naturelle, a bien voulu admettre ce travail dans les « Annales des Sciences naturelles ». Je lui en témoigne ma vive reconnaissance.

Je suis heureux enfin d'adresser mes remerciements aux personnes qui ont mis à ma disposition des documents divers ; en particulier à M. le Dr Ch. Audry, professeur de clinique de dermato-syphiligraphie à la Faculté de Médecine et à M. le Dr J. Baylac, médecin des hôpitaux.

PREMIÈRE PARTIE

CHAPITRE PREMIER

LA COULEUR. — SES CAUSES.

La lumière et la couleur. — La lumière n'est qu'une des manifestations des vibrations de l'*éther*, milieu hypothétique qui remplit l'espace et les interstices des corps. Ces vibrations se propagent dans toutes les directions, sous forme d'ondes concentriques, semblables à celles que détermine, par exemple, la chute d'une pierre sur la surface d'une eau tranquille.

Lorsque le mouvement vibratoire est relativement lent, il constitue ce que l'on appelle les *vibrations électriques* (1). Lorsque le mouvement s'accélère, les vibrations manifestent des propriétés purement calorifiques (2); ce sont les radiations *infra-rouges* (3). La rapidité augmentant, ces vibrations acquièrent des propriétés lumineuses (4) et des propriétés chimiques. Enfin des vibrations encore plus rapides perdent le caractère lumineux pour ne conserver que les propriétés chimiques (5); ce sont les radiations *ultra-violettes* (6).

Les vibrations lumineuses (c'est-à-dire celles qui impres-

(1) Les vibrations électriques ont été découvertes par Hertz en 1889 et utilisées récemment dans la télégraphie sans fil.

(2) Les vibrations calorifiques sont caractérisées par leur action sur le thermomètre ou la pile thermo-électrique.

(3) Entre les oscillations électriques et l'infra-rouge, il y a des vibrations dont les manifestations sont encore inconnues.

(4) Les vibrations lumineuses sont caractérisées par leur action sur la rétine.

(5) Ces vibrations sont caractérisées par : la décomposition de certaines substances employées en photographie et par les phénomènes de fluorescence et de phosphorescence qu'elles déterminent.

(6) Je ne placerai pas par rapport à ces vibrations les rayons X et uraniques, ces radiations n'étant pas encore définitivement classées.

sionnent la rétine) produisent, suivant leur rapidité, des sensations différentes qui sont distinguées sous le nom de *couleurs*. Elles correspondent à des nombres de vibrations compris entre $3,75 \times 10^{14}$ pour *l'extrême rouge* et $7,5 \times 10^{14}$ pour l'*extrême violet*. Les autres couleurs du spectre lumineux : *rouge*, *orangé*, *jaune*, *vert*, *bleu*, *indigo*, *violet* sont représentées par des nombres de vibrations intermédiaires entre ces limites, plus ou moins extensibles d'ailleurs suivant les sujets. Le mélange de ces couleurs en proportions convenables (proportions offertes par la lumière solaire par exemple) détermine la sensation *blanche*.

Une lumière correspondant à un nombre de vibrations par seconde bien déterminé (*lumière monochromatique*) peut se présenter sous des aspects différents. La lumière jaune du sodium, par exemple ($5,17 \times 10^{14}$), produit à la fois des effets lumineux, calorifiques et chimiques. La forme sous laquelle nous percevons ces radiations dépend uniquement de la nature de l'organe impressionné, car en dehors de nous, leurs propriétés ne sont que les manifestations diverses d'un même phénomène : la vibration de l'éther. D'autres agents, qui n'ont rien de commun avec les vibrations lumineuses peuvent aussi provoquer les mêmes sensations (une irritation traumatique du nerf optique par exemple). Les sensations de chaleur, de lumière et par conséquent de couleur, sont donc purement *subjectives*.

Ainsi s'expliquent les imperfections que l'on constate chez beaucoup de sujets dans la perception des couleurs, désignées sous le nom de : *cécité des couleurs*, *dyschromatopsie* (1) et *daltonisme* (2). Bien peu, d'ailleurs, voient les couleurs de la même manière. Et d'autre part, des hallucinations colorées s'observent dans certains états névropathiques, notamment dans l'hystérie. On doit donc se demander si les animaux

(1) La *dyschromatopsie* consiste en l'absence de perception de certains groupes de radiations ou dans la confusion entre deux couleurs du même groupe : le rouge et le vert, l'orangé et le violet, par exemple.

(2) Le *daltonisme* est la dyschromatopsie congénitale du rouge et du vert.

perçoivent et apprécient comme nous les diverses radiations. Il n'est pas impossible, en effet, que chez certains êtres les vibrations que nous distinguons sous forme de couleur, déterminent une tout autre sensation (1). Or, le mode de perception de la couleur est important à connaître chez ces derniers, pour l'interprétation des jugements que nous leur prêtons, basés sur les sensations visuelles. Mais nous n'avons sur ce point que fort peu de renseignements. Tout ce que nous savons, c'est que l'organe de la vision se présente à des degrés de perfectionnement très divers dans la série animale.

Causes de coloration. — La couleur résulte de phénomènes optiques variés. Il est des corps qui ont la faculté d'émettre par eux-mêmes de la lumière et par conséquent de la couleur (*corps lumineux*); d'autres ne peuvent manifester les mêmes propriétés qu'en renvoyant les radiations qu'ils reçoivent (*corps non lumineux*).

Corps lumineux. — Parmi les premiers, il en est qui n'acquièrent cette propriété qu'à une *haute température*. Un morceau de fer chauffé, par exemple, émet d'abord des radiations obscures, puis à mesure que la température augmente, apparaissent des radiations de plus en plus rapides ou réfrangibles; le morceau de fer devient successivement rouge, orangé, etc., et à une température suffisante il est blanc éblouissant, toutes les radiations du spectre étant émises. On conçoit qu'en raison de l'incompatibilité de ces conditions avec la vie, ce mode de coloration ne puisse se présenter chez les êtres vivants.

A. — Il y a d'autres corps dont les propriétés lumineuses se manifestent à *basse température*. Ces corps sont dits *phosphorescents*. La phosphorescence peut être produite par des actions variées, mécaniques, chimiques ou autres [par le

(1) Des phénomènes analogues se produisent parfois chez l'Homme dans d'autres organes des sens. Il existe des cas, en effet, où des impressions auditives éveillent en même temps des sensations lumineuses. C'est l'audition colorée bien étudiée par Suarez de Mendoza [**90**] (*) (Voy. Nuel [**95**]).

(*) Les numéros entre crochets renvoient à l'Index bibliographique.

frottement de deux morceaux de quartz, le broyement du sucre, de la craie ou du chlorure de calcium à l'obscurité ; la cristallisation de l'acide arsénieux et du sulfate de potasse et de soude, le passage de décharges électriques dans des tubes renfermant des gaz ou des vapeurs très raréfiés (*tubes de Geissler*) ; la décomposition des matières organiques, la combustion lente des bois morts, etc., etc.]. Les conditions dans lesquelles se produit la phosphorescence sont compatibles avec la vie, d'où la possibilité d'êtres phosphorescents : *Lampyres*, *Élatérides*, *Noctiluques* (lueurs phosphorescentes de la mer) ; faune abyssale.

Corps non lumineux. — Les corps non lumineux par eux-mêmes se comportent diversement envers la lumière qu'ils reçoivent. Les uns réfléchissent d'une manière égale toutes les radiations incidentes ; ils prennent la couleur de la lumière qui les éclaire ; les autres lui font subir des modifications. Ces dernières peuvent être *qualitatives* ou *quantitatives*.

B. — Dans le premier cas, les corps *modifient dans sa rapidité le mouvement vibratoire des radiations qui les traversent*. De tels corps ont la propriété de ralentir les vibrations rapides, ultra-violettes non lumineuses et de les transformer ainsi en vibrations plus lentes lumineuses. Ils se divisent en deux catégories : 1° Les uns absorbent une grande quantité de rayons ultra-violets et restent lumineux pendant un temps plus ou moins long après l'action de ces rayons. Ces corps rentrent alors dans la catégorie des substances phosphorescentes, dont ils constituent un cas particulier (1) (tubes renfermant du sulfure de baryum, de strontium ou de calcium ; papier, sucre de lait, soie, chlorophylle, dents et beaucoup de substances organiques

(1) Le terme de *phosphorescence* est pris ici dans son acception la plus large. Il s'applique, en effet, à tous les corps qui ont la propriété d'émettre des radiations à basse température. Becquerel [67] distingue cinq modes de phosphorescence : la phosphorescence par effets mécaniques, par l'électricité, la phosphorescence spontanée (des animaux et des végétaux) dont il a été question plus haut (A), et enfin la phosphorescence par insolation (transformation des radiations) qui constitue le cas particulier que je viens de citer.

et inorganiques). — 2° Les autres perdent leurs propriétés lumineuses dès que l'action des rayons ultra-violets vient à cesser; ils sont dits *fluorescents* (solutions de sulfate de quinine, esculine et verres d'urane, sang et la plupart des liquides de l'organisme exposés à la lumière ou même à l'action seule des rayons ultra-violets invisibles du spectre).

C. — Dans le second cas, la lumière qui traverse le corps est modifiée dans sa composition. Si la lumière incidente est blanche, ce qui est le cas le plus fréquent, des radiations sont éteintes et la lumière renvoyée est colorée. Ces corps se comportent comme un miroir qui atténuerait plus ou moins complètement les radiations et qui, éclairé avec la lumière blanche, donnerait après réflexion, de la lumière colorée; ou encore comme une lame de verre, éclairée avec de la lumière blanche et absorbant certaines radiations; par exemple un verre absorbant complètement le vert, le bleu et le violet, donne à la lumière blanche qui le traverse une teinte qui résulte du mélange du rouge, du jaune et de l'orangé.

La coloration peut donc s'effectuer suivant un mécanisme variable, qui dépend de la nature et de la structure des corps. On peut établir des distinctions analogues parmi les colorations tégumentaires.

En effet, certaines couleurs sont sous la dépendance d'une structure particulière des téguments qui modifie la marche des vibrations lumineuses qui les traversent. Pour cette raison, je les appelerai : *Couleurs de structure.*

D'autres couleurs proviennent de la présence, dans les téguments, de matières colorantes extractives, absorbant plus particulièrement certaines radiations, et désignées sous le nom de *pigments :* ce sont les *couleurs pigmentaires.*

Les couleurs de structure peuvent être produites par divers phénomènes physiques, tels que la réflexion, les interférences par les lames minces et la diffraction. Je les classerai d'après le phénomène qui leur donne naissance.

J'ai groupé dans le tableau ci-contre, les traits essentiels de la classification des couleurs que présentent les êtres vivants.

Tableau des couleurs présentées par les êtres vivants.

A. — Couleurs dues à l'émission de radiations lumineuses à *basse température*	*Phosphorescence*		Lampyres, Élatérides, Noctiluques. Faune abyssale.
B. — Couleurs par transformation des radiations	*Fluorescence*		Sang et la plupart des liquides de l'organisme.
C. — Couleurs par modifications dans la composition de la lumière blanche incidente	*Couleurs de structure* (Couleurs d'apparence) produites par des modifications des vibrations lumineuses par structure histologique spéciale	1° *Couleurs dues à la réflexion simple.* (Réflexion égale pour toutes les radiations. Ces dernières conservent après réflexion leurs proportions relatives.)	Coul. blanche des plumes, des poils, des fleurs, etc. Aspects satiné et velouté (plumes, écailles de Papillons, fleurs).
		2° *Couleurs dues aux interférences par les lames minces.* (Extinction de certaines radiations, d'où changement dans les proportions des radiations qui composent la lumière blanche incidente.)	Cuticule des Vers. Coquille des Mollusques. Test des Insectes. Écailles des Poissons. Plumes à éclat métallique (Paon, Oiseaux-Mouches, Sifilet, etc.).
		3° *Couleurs dues à la diffraction par les milieux troubles.* (Dans la lumière diffusée par les milieux troubles, les vibrations entrent en proportions d'autant moindres qu'elles sont plus lentes. De sorte que le tégument éclairé avec de la lumière blanche présente par diffusion une couleur bleuâtre.)	Peau de la région cervicale de la Pintade, du Casoar. Tatouages. Plumes bleues (Cotinga, Malurus, etc.).
	Couleurs pigmentaires (couleurs réelles ou d'absorption) produites par des matières colorantes ou *pigments*, absorbant les radiations incidentes en proportions variables. (Même teinte à la lumière transmise et à la lumière réfléchie.)		Couleurs variées des animaux et des végétaux.
	Couleurs de structure et pigmentaires (produites par l'association de couleurs de structure et de couleurs pigmentaires)		Couleur verte de la Rainette, du Lézard vert, etc. Tatouages rouges.

CHAPITRE II

COULEURS DE STRUCTURE

1° Couleurs dues à la réflexion simple.

Couleur blanche. — La couleur blanche est due à un phénomène de réflexion simple. Lorsqu'un corps réfléchit d'une manière égale toutes les radiations qui composent cette couleur, il prend la teinte de la lumière qu'il renvoie et donne la sensation blanche.

La couleur blanche se présente sous deux aspects différents. Si la surface réfléchissante est unie, à la manière d'un miroir, elle renvoie une grande quantité de lumière et groupe les rayons en faisceaux de direction définie. Le corps a un aspect comparable à celui des métaux polis, *éclat métallique* (1). Si la surface n'est pas rigoureusement plane, les rayons lumineux sont dispersés dans toutes les directions, la lumière reçue par l'œil est blanche (quelle que soit l'incidence). Elle est dite diffusée, et le corps paraît *blanc mat.*

Ces aspects sont très fréquents dans la nature.

1° *Ils peuvent être dus à la présence de bulles d'air incluses dans les tissus :* les *Hydrophiles* doivent leur éclat argenté aux bulles d'air qui sortent des stomates et s'accumulent sous le corps. Le même aspect résulte également, chez d'autres Insectes (*Hydrometra paludina*), de la présence, dans les canalicules dont est creusé le test, de bulles d'air (ou encore de liquides transparents). Les plumes des *Oiseaux* et les poils des *Mammifères* doivent leur coloration blanche à une cause identique (nombreuses bulles d'air à l'état de division extrême donnant l'aspect blanc mat). Il en est de même de la teinte blanche de certaines fleurs (*Lis*) et de certaines feuilles (*Bégonia* à taches argentées), etc.

(1) L'aspect est particulièrement brillant sous certaines incidences supérieures à l'angle limite (réflexion totale).

Ces colorations peuvent être rapprochées par leur mode de production de celle de la neige et de la glace (mélange de bulles d'air et de cristaux de glace).

Parfois la coloration blanche s'associe à une couleur pigmentaire : dans les poils des *Mammifères*, le mélange en proportions variables de bulles d'air et de pigment noir donne une teinte qui varie du blond au châtain (éclaircissement des cheveux par destruction du pigment par l'eau oxygénée par exemple).

2° *La couleur blanche est due à des matières solides pulvérulentes :* le carbonate de chaux, la guanine et le guanate de chaux (ventre des *Poissons*, des *Batraciens* et des *Reptiles*).

Aspects satiné et velouté. — Les effets de la réflexion lumineuse varient avec l'état de la surface et son pouvoir réflecteur.

Quand le pouvoir réflecteur est très développé, et quand il existe à la surface des téguments un système de stries et de lignes assez fines, ces derniers prennent un aspect qui rappelle celui de la soie, *aspect satiné* des écailles fines ou striées des *Papillons* des plumes dont les barbes serrées les unes contre les autres portent de longues barbules fines, couchées sur leur surface et rappelant la disposition des fibres de soie tissée (plumes satinées de la queue du *Merle doré*, de la *Pie*, de la gorge du *Canard commun*, etc.). Les différences qui séparent ces écailles ou ces plumes satinées des autres, sont de même ordre que celles qui distinguent la soie des tissus faits de laine et de coton. Tandis que, en effet, les fibres de soie, d'un tissu de pouvoir réflecteur ou lustré très grand, réfléchissent la lumière dans des directions définies suivant le tissage, les autres tissus, de pouvoir réflecteur moindre, réfléchissent la lumière uniformément dans toutes les directions.

Dans d'autres cas, il y a diminution ou suppression complète même de la lumière réfléchie par la surface. Cette dernière est presque uniquement composée de rayons qui

viennent de la profondeur. Les téguments prennent alors l'aspect du velours : *aspect velouté* (écailles de quelques *Papillons*, fleurs de *Pensée*, etc.). Cet aspect est dû à l'état papillaire de la surface (poils, petites écailles, ornements variés, etc.). On l'obtient dans le velours, en disposant les fibres de manière à ce quelles présentent à la surface de l'étoffe leurs extrémités libres.

2° Couleurs dues aux interférences par les lames minces.

Il est des couleurs qui se distinguent par leur *éclat* (1) et leur *aspect changeant* constituant pour les êtres qui les offrent une parure remarquable par la richesse des teintes et la variété du coloris (irisations de la nacre, des coquilles, des écailles de *Poissons*, des ailes et des carapaces d'*Insectes*, des plumes d'*Oiseaux*). Ces couleurs sont de simples jeux de lumière qui se produisent en l'absence de toute matière colorante. Ce sont des *couleurs d'apparence* (d'Otto Wiener), que l'on peut opposer aux couleurs pigmentaires ou *couleurs réelles*.

On a fait sur leur mode de production des hypothèses diverses. Les uns (Gadow [**82**], Krukenberg [**86**]) les ont attribuées à des phénomènes de réseaux, d'autres à la dispersion par les prismes (structure prismatique de Gadow), au dichroïsme (Bergé) [**87**], certains enfin, comme Brücke [**61**], qui a émis tant d'idées justes sur les couleurs, malheureusement tombées dans l'oubli, ont pensé à des phénomènes d'interférences par les lames minces. Aucune preuve solide n'ayant été donnée par les auteurs pour appuyer leurs hypothèses, j'ai repris complètement cette étude, et j'ai pu établir *que c'est aux phénomènes d'in-*

(1) Cet éclat est tel que les artistes ne peuvent reproduire ces teintes par les couleurs les plus vives. Ils sont obligés de se servir de feuilles d'argent recouvertes de vernis très purs et très transparents.

terférences par les lames minces et à eux seuls que ces colorations doivent être rattachées.

Pour mettre en évidence la nature de ces phénomènes, les procédés les plus précis consistent : 1° à comparer directement ces couleurs avec les anneaux colorés de Newton ; 2° à examiner leurs spectres.

Comparaison directe avec les couleurs des anneaux de Newton.

On peut remarquer en premier lieu que les teintes changeantes ressemblent à celles qui se produisent quand la lumière traverse des corps disposés en lames minces. Le simple examen d'une bulle de savon va nous permettre de préciser les conditions du phénomène. Au début de sa formation, la bulle est incolore et transparente; mais quand elle grossit, la paroi diminue d'épaisseur, et quand elle est suffisamment mince, on voit apparaître d'abord de faibles teintes vertes et roses, puis de plus brillantes couleurs : bleu, orangé, pourpre, jaune et vert. Le jaune fauve indique l'amincissement extrême de la pellicule. Au moment où l'épaisseur est minima et où la bulle va crever, les teintes deviennent extrêmement belles. Cette expérience montre que l'apparition de la couleur est subordonnée à l'*amincissement de la pellicule*. D'autres corps, dans les mêmes conditions, manifestent des propriétés semblables : le pétrole en couche mince à la surface de l'eau (1), les vitres vieilles, le verre antique, les pellicules d'oxyde très minces, l'acier bleui, des feldspaths, etc.

(1) Ce fait, d'observation courante, a été le point de départ de recherches intéressantes pour leur utilisation dans l'industrie des couleurs. M. Ch. Henry a pu ainsi arriver à colorer artificiellement les corps sans l'aide de teintures. Des dissolutions de térébenthènes, en particulier la gomme Damar, des dissolutions de bitume de Judée dans la benzine et autres hydrocarbures sont répandus en couche mince à la surface de l'eau. L'épaisseur de la couche est modifiée par traction ou par des vibrations sonores. Cette pellicule constitue une lame mince très résistante, parfaitement continue que l'on peut fixer solidement, par un procédé spécial, sur un subjectile quelconque : papier, verre, étoffe, etc.

En somme, la condition essentielle pour la production du phénomène réside dans la faible épaisseur des lames traversées par la lumière.

Si cette épaisseur est de même ordre de grandeur que la longueur des ondes lumineuses (une fraction de millième de millimètre), les rayons réfléchis à la surface de la lame mince et les rayons réfléchis dans la profondeur ne se rencontrent pas au même instant de la période de vibration; on dit qu'ils *interfèrent*. Le rayon qui a traversé la lame est en retard sur le rayon réfléchi à la surface. Ce retard dépend : de l'épaisseur, de la nature du milieu traversé et de la radiation considérée. Ces radiations s'ajoutent ou se détruisent. Certaines sont ainsi soustraites à la lumière blanche incidente, d'où résulte une lumière colorée. La lumière blanche, dépouillée par exemple de ses rayons jaunes, donnera une couleur bleue, de ses rayons verts, une couleur pourpre, etc.

Pour étudier la loi de cette coloration pour toutes les épaisseurs, dans toutes les substances et sous toutes les incidences, Newton a imaginé un appareil très simple, formé d'une lentille convexe de grand rayon sur un plan de verre. La lentille ne touche le verre qu'en un seul point. De ce point, elle n'est séparée de ce dernier que par une lame d'air dont l'épaisseur va en augmentant régulièrement.

Voici quel est l'aspect du phénomène.

1° En recevant sur le double verre un faisceau de lumière homogène fourni par la combustion de l'alcool salé ou qui a traversé un verre rouge, on voit par réflexion une tache noire au point de contact, entourée d'anneaux concentriques alternativement brillants et obscurs qui se serrent de plus en plus à mesure que leur numéro d'ordre augmente.

2° Si l'on emploie successivement diverses lumières simples, les diamètres de ces anneaux augmentent ou diminuent en même temps que la longueur d'ondulation, d'où il suit qu'avec la lumière blanche les anneaux des diverses couleurs ne se superposent point, qu'ils sont colorés et que pour les ordres les plus élevés le mélange des teintes reproduit une lumière sensiblement blanche.

3° Newton a décrit exactement leurs teintes successives. Après la

tache noire centrale et en s'écartant du centre, on voit un premier ordre d'anneaux comprenant le bleu, le blanc, le jaune et le rouge ; le premier peu apparent, les deux autres plus abondants et occupant quatre ou cinq fois l'étendue du bleu.

Le second ordre comprend le violet, le bleu, le vert, le jaune et le rouge; toutes ces couleurs sont abondantes et vives, excepté le vert.

Dans le troisième ordre, le plus remarquable par l'éclat et l'abondance des teintes, on distingue le pourpre, le bleu, le vert, le jaune et le rouge.

La quatrième série ne contient plus que le vert et le rouge, et les suivantes deviennent de plus en plus indécises.

4° Par réfraction, l'appareil montre un autre système d'anneaux transmis, beaucoup plus pâles, puisqu'ils sont noyés dans la lumière blanche. Leur centre est blanc, et, en général, ils sont inverses des anneaux réfléchis, c'est-à-dire que les noirs prennent la place des blancs et réciproquement. On peut s'assurer que : 1° les anneaux obscurs vus par réflexion occupent la place des anneaux brillants vus par réfraction; 2° la diminution d'éclat dans les premiers est égale à l'augmentation dans les seconds; 3° la distribution des *couleurs est complémentaire* (Jamin et Bouty [87]).

En comparant directement les colorations changeantes des êtres vivants avec les anneaux colorés de Newton, on peut s'assurer qu'elles offrent tous les caractères de ces derniers.

a. L'aspect de diverses coquilles (*Haliotis*, *Nautile*, etc.), des ailes de quelques Papillons (*Morpho*, *Pavonia*, etc.), des plumes à reflets métalliques (de la gorge du *Pigeon*, du *Sifilet*, des Colibris : *Rubis-Topaze*, *Améthyste*, *Docimaste porte-épée*, du *Couroucou resplendissant*, du *Lophophore*, du *Paon*, etc.) rappelle, en effet, celui des couleurs des lames minces de Newton, d'ordre plus ou moins élevé, c'est-à-dire correspondant à des *épaisseurs de lame plus ou moins grandes*. Dans certains cas même, l'indentité est complète (1).

(1) Les teintes dites *gorge-de-pigeon* de certaines étoffes qui rappellent les couleurs changeantes des plumes, sont obtenues industriellement par un tout autre procédé. Les fils qui s'entre-croisent, le plus souvent de soie, sont de couleurs différentes. Les faisceaux lumineux différemment colorés sont ainsi réfléchis dans deux directions. Suivant que la réflexion se fait sur l'un ou l'autre de ces réseaux, on a l'une ou l'autre de ces deux teintes.

J'ai noté pour l'une d'elles, l'*Avicula macroptera*, la succession de ces teintes. En partant de la périphérie en contact avec une couche noire, on trouve successivement : une bande vert grisâtre, large; une bande bleue, étroite; une bande pourpre violacée assez étroite ; une bande jaune doré étroite; une bande violet clair assez étendue; la région centrale de la coquille de forme concave est d'une couleur pourpre violacé très clair.

b. L'observation directe montre en outre que *ces teintes changent avec l'incidence*. Ces changements sont particulièrement nets dans les plumes à reflets métalliques (1). Si l'on examine une plume de *Paon*, en la faisant tourner autour de son axe, on en voit la couleur changer, avec l'angle de réflexion. A mesure que l'incidence devient plus oblique, la teinte varie et passe successivement du rouge et du jaune au vert. Ce caractère est aussi très accusé dans les plumes de la gorge du *Pigeon* et des autres Oiseaux à couleurs changeantes. Il est également bien marqué chez quelques Papillons exotiques des genres *Morpho* et *Pavonia*. Les ailes de ces Papillons, d'un blanc légèrement bleuté, prennent sous certaines incidences une coloration d'un bleu très intense.

(1) On pourrait croire que certaines de ces colorations, celles des plumes notamment, sont dues à des pigments dichroïques. Mais l'observation des plumes de *Paon*, de *Rubis-Topaze*, d'*Améthyste*, etc., à la loupe dichroscopique d'Heidinger, montre que ces couleurs ne présentent pas de dichroïsme véritable, comparable à celui des platinocyanures ; elles donnent bien une différence d'intensité entre les vibrations perpendiculaires au plan d'incidence et les vibrations parallèles au même plan, mais on sait que ce phénomène est tout à fait général puisqu'il est utilisé pour produire la polarisation de la lumière par réflexion sur les glaces. La différence de cette intensité peut produire dans certains cas une apparence de dichroïsme parce que l'on sait qu'une teinte change ou paraît changer quand son intensité varie. Mais l'observation, faite avec grand soin, montre qu'il n'y a pas de dichroïsme, excepté peut-être pour les *Coléoptères*, où le phénomène des lames minces peut se superposer à l'action d'un pigment dichroïque, c'est-à-dire présentant des différences de coloration avec la direction des vibrations réfléchies. Nous verrons plus loin que chez les Insectes les couleurs de structure sont souvent associées à des couleurs pigmentaires. Mais chez les *Poissons* et les *Oiseaux*, on ne peut extraire des pigments ayant ces caractères et on peut constater, par l'examen microscopique, la disparition des couleurs à la lumière transmise.

c. Pour établir une comparaison précise entre les colorations tégumentaires et les teintes des lames minces, j'ai employé le dispositif suivant. La pièce à étudier (une coquille d'*Haliotis* en l'espèce, qui se prête particulièrement à ce mode de recherches) est placée en face d'une fenêtre bien éclairée, sous une incidence telle qu'elle donne de brillantes couleurs, et à côté l'appareil producteur des anneaux de Newton. On examine les anneaux à la loupe et on cherche parmi les teintes celles qui paraissent identiques ou se rapprochent des couleurs de la coquille. Dans cette comparaison, il faut faire intervenir non seulement la sensation qu'elles donnent, mais surtout leur succession. Pour achever la détermination et trouver s'il y a identité absolue, on regarde comment se modifie la teinte de la coquille quand l'incidence augmente. Par exemple, dans le cas choisi, la teinte passe du rouge-pourpre au vert jaunâtre. On en conclut que cette couleur est le rouge-pourpre du quatrième ordre. Cette couleur est répandue en beaucoup de points de la surface interne de cette coquille. La succession des teintes peut être non seulement un moyen de reconnaître dans quel sens varient les épaisseurs (augmentation ou diminution), mais encore d'obtenir la détermination exacte de celles-ci (1). On sait, en effet, que les anneaux s'écartent quand les incidences, sous lesquelles on les examine, augmentent.

d. Nous avons vu que les teintes des lames minces prennent à la lumière transmise la couleur complémentaire de celle qu'elles présentent à la lumière réfléchie. Il n'est pas toujours facile de mettre en évidence cette propriété dans les téguments des animaux. Fréquemment, en effet, les lames minces reposent sur un écran pigmentaire qui met en relief les teintes de la lumière réfléchie, mais empêche l'examen de la lumière transmise. J'ai pu pourtant observer celle-ci sur des échantillons fournis par la nacre de la

(1) Les opticiens se servent de l'échelle des teintes de Newton pour apprécier l'épaisseur des lames.

coquille du *Nautile* (1). Cette nacre peut être clivée et débitée en lames assez minces pour être translucides. Les préparations montées sont examinées tantôt par réflexion, en se plaçant entre la source éclairante et la préparation; tantôt par transmission, la préparation étant interposée entre la source éclairante et l'observateur. Dans ces conditions, la nacre qui, dans une position donnée paraissait verte par exemple, prendra dans l'autre position la couleur complémentaire rouge, et réciproquement.

Pour vérifier d'une manière précise cette propriété, j'ai fait l'expérience suivante. La préparation étudiée est placée en P (fig. 1), normalement à une feuille de papier blanc,

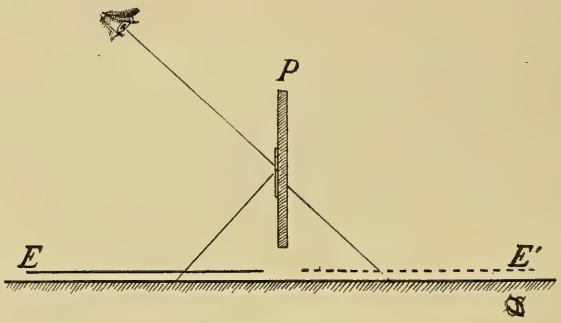


Fig. 1.

uniformément éclairée. L'œil placé en O voit simultanément la lumière transmise venant de la région E de la feuille et la lumière réfléchie venant de la région E'. La lame de nacre paraît blanche.

On place d'abord un écran noir en E, la lame vue ainsi à la lumière transmise paraît verte par exemple. On porte ensuite l'écran noir en E', la lame vue à la lumière réfléchie devient rouge. Enfin on supprime l'écran, la lame vue simultanément à la lumière transmise et à la lumière réfléchie redevient blanche. On sait que le mélange de deux couleurs complémentaires donne le blanc.

(1) M. le professeur Munier-Chalmas avait eu l'extrême obligeance de mettre ces préparations à ma disposition.

Cette expérience prouve donc que *la couleur de la lumière transmise est complémentaire de celle de la lumière réfléchie* (1). Nous avons là une preuve nouvelle de la similitude des deux phénomènes.

e. La ressemblance de ces colorations avec les teintes des lames minces permet de reproduire très fidèlement les colorations animales, par des dépôts électrolytiques très minces, connus sous le nom d'anneaux de Nobili. Suivant l'épaisseur du dépôt, on peut obtenir la teinte cherchée. Il est curieux de remarquer que les couleurs et la disposition des dessins des plumes de la queue du *Paon* rappellent assez exactement l'aspect de ces anneaux.

f. Il semble que l'on aurait une preuve irréfutable de l'identité de ces colorations avec les teintes des lames minces, si en faisant varier l'épaisseur des lames on faisait changer la couleur. Il est malheureusement difficile d'agir sur ces lames sans les altérer. Les actions mécaniques, telles que la compression et la percussion, ne peuvent atteindre des pellicules d'aussi petites dimensions. J'ai essayé de comprimer des barbules de plumes (*Paon* et *Couroucou*) entre deux blocs de verre transparents serrés l'un contre l'autre par le moyen d'une vis de pression, de marteler ces mêmes barbules sur une enclume, cela sans résultats. D'ailleurs les teintes des anneaux de Nobili ne changent pas quand on les soumet à l'action de ces mêmes agents. La chaleur n'a pas non plus d'action bien nette. Il en est autrement de l'humidité et de la sécheresse. Ces facteurs agissent en faisant gonfler ou rétracter les tissus. Les écailles des poissons perdent leurs irisations par dessiccation à l'air libre et dans l'alcool. Les plumes à reflets métalliques (*Paon* et surtout *Coucou doré*, etc.) présentent des changements de teintes quand elles sont pénétrées par l'eau, l'huile, etc. En faisant

(1) Bergé [87] avait déjà remarqué que la cuticule des Insectes à couleurs métalliques ne présentait pas la même teinte à la lumière réfléchie et à la lumière transmise (*Mimela Chinensis* et *M. Confucius*), mais il n'avait pas vu que les deux teintes étaient complémentaires.

agir certains réactifs n'altérant pas les cuticules, les déformant seulement, on peut faire varier les couleurs. Bergé [87] a observé de tels changements sur les cuticules d'Insectes traitées par la potasse caustique (probablement par hydratation) ; Bogdanow [56], dans les plumes des Oiseaux (*Calurus*, *Suidas splendens*, *Trochilus*, etc.), sous l'action de la glycérine, de l'ammoniaque et de l'acide acétique, sans tirer, ni l'un ni l'autre, de conclusions précises de leurs observations. J'ai repris ces expériences ; de tous les réactifs employés, l'acide acétique bouillant est celui qui m'a donné les résultats les plus nets. Les changements de coloration se manifestent dès que l'acide acétique est en ébullition (1) (plumes de *Lophophore*, d'Oiseaux-Mouches : *Améthyste*, *Rubis-Topaze*). Quand les plumes sèchent, elles reprennent leur coloration primitive. Ce qui prouve bien que la substance cornée de la plume n'a pas été altérée par le réactif qui agit seulement en la faisant gonfler.

Comparaison indirecte par la méthode des spectres cannelés de Fizeau et Foucault.

La comparaison des spectres de ces colorations et de ceux donnés par les teintes des lames minces de Newton permet d'établir entre elles un nouveau rapprochement. Mais cette vérification présente de grandes difficultés. Ces couleurs, en effet, peuvent être variables en des points très rapprochés des téguments, par suite de différences dans l'épaisseur de la couche très mince qui produit la coloration et en outre par le changement d'orientation de cette couche qui change l'incidence. Néanmoins, on peut choisir certaines portions de coquille (*Haliotis tuberculata*), de plume (*Rubis-Topaze*, *Couroucou*, *Paon*), de carapace (*Oplia cœrulea*, *Cétoine*, *Buprestes*) présentant une coloration assez homogène et en

(1) Les plumes d'une teinte rouge violacée du *Lophophore* virent au bleu foncé ; les plumes jaunes verdâtres au rouge-lie de vin ; les plumes vert bleuâtre prennent une teinte bronze or. Les plumes jaunes rougeâtres de la gorge de l'*Améthyste* virent au vert bleuâtre, etc.

même temps produite par une incidence bien déterminée ; pour une coquille, choisir une portion bien plane ; orienter les barbules d'une plume dans la même direction, etc. On peut alors démontrer que le phénomène est bien dû à des lames minces par le dispositif suivant. Un petit spectroscope de poche à réseau ou tout autre appareil dispersif est fixé sur un support. On oriente convenablement la portion à étudier de façon à recevoir sur la fente du spectroscope des rayons réfléchis et colorés par la réfléxion sur l'objet. On observe dans ces conditions, que certaines radiations manquent dans le spectre ; on a, dans celui-ci : une, deux, trois, etc. franges sombres ; dans certains cas, ces franges ne présentent pas un noir complet, parce que de la lumière blanche est mélangée à la lumière colorée. Il est possible néanmoins de trouver des exemples de franges très nets (principalement chez l'*Haliotis*). On observe alors que si l'on change l'incidence, les radiations éteintes par le phénomène des lames minces se déplacent dans le spectre, ce qui est tout à fait conforme à l'hypothèse que l'on veut vérifier. Les franges sont parfois inclinées par rapport à la fente, cela provient de ce qu'une variation d'épaisseur ou d'inclinaison qui est d'ailleurs sensible par la non-homogénéité de la couleur observée directement, éteint des radiations variables, quoique voisines pour toute la hauteur de la fente. Le phénomène étant continu, ces franges sont elles-mêmes continues et inclinées par rapport à la direction de la fente. Cette vérification par *les spectres cannelés* est aussi satisfaisante que possible et *met hors de doute que l'on a affaire à un phénomène de lames minces et pas à autre chose.*

En résumé, les colorations changeantes des téguments présentent tous les caractères et toutes les propriétés des teintes produites par les lames minces (variabilité avec l'incidence, caractères de la lumière réfléchie et de la lumière transmise qui sont complémentaires, changement de cou-

leurs avec l'épaisseur des lames et spectres identiques) et sont dues à la même cause.

Réalisation de la structure lamelleuse dans les téguments

Les colorations dues aux lames minces ne sont pas rares chez les animaux, et se rencontrent chez les représentants de groupes très différents, les *Vers*, les *Mollusques*, les *Insectes*, les *Poissons* et les *Oiseaux*. La production de ces couleurs dépendant uniquement de la structure, on conçoit que des téguments de nature et de composition très diverses soient susceptibles de les réaliser. Mais l'examen microscopique montre que, dans tous les cas, l'on a affaire à une *structure lamelleuse*. Cette structure est réalisée : 1° tantôt par suite du dépôt dans les téguments de matières minérales ou organiques (coquilles des Mollusques et Poissons) ; 2° tantôt par la présence d'une cuticule chitineuse ou cornée limitant extérieurement les téguments ou les phanères (Insectes et Oiseaux).

Structure lamelleuse par dépôts tégumentaires.

Coquille des Mollusques. — La coquille des Mollusques qui présente si fréquemment de belles irisations est essentiellement constituée : 1° par une trame organique formée d'une substance animale rappelant l'osséine par certains caractères et désignée par Frémy sous le nom de conchyoline ; 2° par un abondant dépôt de carbonate de chaux ressemblant beaucoup à l'aragonite (1).

La structure de la coquille qui est fondamentalement la même chez tous les Mollusques est feuilletée. Elle est formée

(1) La nacre de perle et la matière calcaire de diverses coquilles univalves ont le même indice de réfraction que l'aragonite et peuvent rayer le spath d'Islande cristallisé.

de trois couches superposées : 1° d'une couche externe, la *cuticule*, mince et souvent pigmentée; 2° d'une couche moyenne composée de prismes calcaires juxtaposés ; 3° d'une couche interne, faite de lamelles alternantes, composées les unes de carbonate de chaux, les autres de conchyoline. C'est la *couche lamelleuse* ou *couche nacrée* où se produisent les irisations. La couche nacrée est parfois très développée (*Arondes*, *Haliotides*, etc.); certaines coquilles (*Anodontes*) sont même presque entièrement formées de nacre (nacre industrielle). Quand les lamelles de cette couche sont suffisamment minces, les phénomèmes d'interférences se produisent et les irisations apparaissent (1). Quand elles sont épaisses, la couche nacrée est blanchâtre et dépourvue de reflets.

Accidentellement, la nacre peut se déposer autour de corps étrangers (grains de sable, parasites, etc.) insinués entre la coquille et le manteau. Le travail physiologique stimulé en ce point détermine la formation d'une sorte de tumeur composée de couches calcaires concentriques: la *perle*. Les perles les plus recherchées sont celles qui présentent les plus beaux jeux de lumière des lames minces: *Meleagrina Margaritifera* (marine) et *Margaritana Margaritifera* (d'eau douce).

Enfin on trouve dans les téguments des Mollusques (siphon de la *Vénus*, manteau et yeux des *Céphalopodes*) des cellules conjonctives renfermant de petits corps irisants, les *iridocytes*. Ces éléments rappellent absolument les iridocytes des Poissons et des Batraciens que nous allons étudier.

Poissons et Batraciens. — Chez les Poissons et les Batraciens, les irisations de la surface du corps, aussi bien que celles du péritoine et de certains organes comme la vessie

(1) Certains auteurs ont rattaché le phénomène des irisations de la nacre à la présence de stries parallèles. D'après Brewster [**14**], ce système de stries serait formé par la tranche des lamelles calcaires qui viendrait affleurer à la surface; tandis que d'après Carpenter [**44**] il proviendrait de petites plicatures de la membrane calcigène. Mais les teintes changeantes des coquilles, comme je l'ai montré plus haut, présentent tous les caractères des teintes des lames minces.

natatoire, sont dues à la présence d'une substance excrémentitielle, la *guanine* (1) (ou le *guanate de chaux*) déposée dans les tissus. Cette substance se présente sous forme de petits corps oblongs disposés parallèlement entre eux et inclus dans des cellules conjonctives qui leur doivent leurs propriétés optiques. La forme de ces cellules est variable; généralement elle est ramifiée comme celle des cellules pigmentaires dont je parlerai plus loin ; plus rarement, elle est polygonale (*Turbot* et *Vive*); leurs dimensions ne dépassent pas 1μ; 1μ,5 à 2μ. Pouchet [**72**, **76**] qui a fait une étude très détaillée de ces éléments les a désignées sous le nom d'*iridocytes* ou cellules irisantes. Ces éléments constituent des sortes de lames minces et transparentes dont la disposition d'après cet auteur détermine les aspects tantôt brillants, tantôt mats que l'on observe dans les téguments de ces animaux. Quand ils sont étalés à plat, ils ont un aspect rappelant un peu celui des métaux polis ; disposés sans ordre, ils se comportent comme des corps transparents réduits en poudre fine et diffusent la lumière dans toutes les directions ; les tissus prennent alors un aspect mat, opaque (Voy. p. 372).

Suivant leurs dimensions, ces éléments sont susceptibles d'offrir les teintes des divers ordres des anneaux de Newton ; mais ces teintes chez les Poissons et les Batraciens, comme d'ailleurs chez la plupart des autres animaux, acquièrent une intensité d'autant plus grande qu'elles se produisent sur des fonds sombres absorbants. La présence d'un écran pigmentaire noir au-dessous des iridocytes s'observe fréquemment chez les animaux. Quand il est présent, la lumière colorée n'est mélangée que d'une petite quantité de lumière blanche, cette dernière étant absorbée par l'écran sous-jacent ; les teintes produites très saturées prennent un aspect métallique. On s'explique ainsi les tons, argentés,

(1) La guanine est très abondante chez certains Poissons, chez l'Ablette notamment qui en fournit de grandes quantités utilisées dans l'industrie des perles artificielles. On l'extrait en traitant les écailles par l'ammoniaque, et la solution (essence d'Orient) est coulée dans des moules de verre.

dorés, etc., si répandus chez les Poissons. Quand l'écran pigmentaire est absent, les irisations rappellent celles de la nacre de perle. Cet aspect se présente dans les régions dépourvues de pigment noir comme la face ventrale des Poissons.

Les couleurs des lames minces sont souvent associées à des couleurs pigmentaires. C'est ainsi que les tons dorés qui peuvent être produits directement par ces phénomènes résultent souvent de la combinaison d'une teinte argentée et d'une couleur pigmentaire jaune comme cela se voit par exemple chez la *Carpe* et le *Cyprin de Chine*. Ces phénomènes ont été observés et étudiés depuis déjà longtemps par Réaumur [**16**]. Cette teinte est produite dans les téguments par un procédé analogue à celui que l'on emploie dans l'industrie. On sait que les tapisseries de cuir doré ne sont que des cuirs argentés recouverts de vernis rougeâtres. On comprend également que des vaisseaux sanguins mélangés à des iridocytes puissent produire des effets identiques.

La teinte bleue ressortissant aux propriétés des lames minces a été parfois confondue avec la couleur bleuâtre des « milieux troubles » que nous étudierons plus loin. C'est ainsi que Pouchet a rattaché les teintes bleues des iridocytes à la cérulescence. En réalité, ces deux modes de coloration sont bien distincts : l'un tient aux propriétés mêmes des iridocytes (phénomène de lames minces), l'autre aux propriétés du fond pigmentaire sous-jacent (phénomène de milieux troubles). On peut les distinguer facilement d'après leurs caractères : les premières changent avec l'incidence, les secondes sont constantes quelle que soit cette dernière.

Récemment, Holt [**98**], reprenant une théorie émise par Gadow [**82**] sur le mode de production des couleurs métalliques des plumes des Oiseaux, a prétendu, sans d'ailleurs donner aucune preuve à l'appui de son assertion, que les iridocytes décomposaient la lumière à la manière des prismes. J'aurai à revenir sur cette hypothèse à propos de la coloration des plumes des Oiseaux. Elle ne saurait nous arrêter

davantage, le mode de production de ces couleurs nous étant maintenant connu.

Structure lamelleuse par cuticules.

Les cuticules qui limitent extérieurement les téguments présentent fréquemment une structure lamelleuse favorable à la production des couleurs des lames minces.

Vers. — Les cuticules qui revêtent les Vers, et les poils que possèdent certains de ces animaux, montrent parfois de vives irisations. Leur apparition est subordonnée à l'épaisseur des lames qui forment ces organes (*Arenicola piscatorum*, poils de l'*Aphrodite*, etc.).

Insectes. — Les téguments des *Insectes* et des *Araignées* plus hautement différenciés se prêtent particulièrement au développement de ces colorations. Ces animaux sont revêtus d'une enveloppe chitineuse qui s'étend sur le tronc et les divers appendices, pattes et ailes. Cette cuticule est parcourue dans ses différentes parties par des canalicules débouchant à l'extérieur par des pores. Sa surface est hérissée de formations diverses telles que écailles, poils, soies, etc. Ce sont de simples prolongements creux, cylindriques (poils), aplatis ou vésiculaires (écailles) contenant de l'air ou du pigment. Les ailes qui sont des expansions aplaties formées par des membranes chitineuses accolées sont particulièrement fournies de ces productions chitineuses.

Chez les Insectes dont la cuticule est peu différenciée et où les ailes sont réduites à de simples lames chitineuses, minces et transparentes, pauvres en appendices (ailes membraneuses des *Diptères*, *Névroptères* et *Hyménoptères*), les jeux de lumière donnent des irisations peu intenses (absence d'écran pigmentaire).

Les *Papillons* nous montrent un degré de différenciation plus élevé. Leurs ailes sont recouvertes d'écailles. Ces productions contiennent souvent du pigment foncé formant un écran propre à mettre en valeur les irisations de la surface (éclat métallique). Les colorations des lames minces se mani-

festent avec beaucoup d'intensité chez les Papillons exotiques. Les ailes du *Morpho cypris*, par exemple, offrent des bandes longitudinales alternantes d'un blanc azuré et d'un beau bleu. Les bandes bleues saturées correspondent aux écailles contenant du pigment noir, les bandes seulement bleutées sont en rapport avec les écailles dépourvues de pigment ; dans ce dernier cas, la lumière blanche réfléchie par l'écran blanc sous-jacent, noie en partie les irisations de la cuticule.

Mais c'est surtout chez les *Coléoptères* que ces colorations acquièrent un grand développement. La cuticule considérablement épaissie est formée de lamelles stratifiées, homogènes. Les ailes antérieures transformées en *élytres* constituent un bouclier résistant, conservant d'ailleurs la structure fondamentale des ailes des Insectes. Chez la *Cétoine dorée*, par exemple, remarquable par les tons métalliques de sa carapace, les élytres apparaissent en coupe (1) formées de lames de chitine superposées absolument comme celles de la carapace. La surface externe est limitée par une couche fine de chitine amorphe et transparente dont l'épaisseur est de l'ordre du μ. Au-dessous se trouvent des couches irrégulièrement divisées par des cloisons tranversales, colorées en grande partie par un pigment jaune clair. Ces couches reposent sur un écran pigmentaire formé de gros bâtonnets noirs légèrement renflés à leur partie inférieure. Enfin, au-dessous, on retrouve des strates de chitine cloisonnés.

Les élytres de l'*Oplia cœrulea* ou Hanneton bleu de nos pays, dont les reflets rappellent ceux de l'Opale, sont recouvertes de petites écailles, arrondies, imbriquées jaunâtres à la lumière transmise et ayant une structure semblable à celle des élytres de la Cétoine.

Cette structure permet d'expliquer la coloration des élytres et de la carapace de ces animaux. Deux éléments prennent part à la coloration de la cuticule : 1° l'un constitué par la partie supérieure de la cuticule,

(1) Les coupes ont été faites à la main et sans préparation préliminaire.

dans laquelle se produisent les teintes des lames minces ; 2° l'autre par la partie inférieure contenant du pigment. Ce dernier peut intervenir directement par sa couleur propre, comme semble le faire le pigment jaune clair de la Cétoine, ou indirectement en constituant un écran absorbant (couche à bâtonnets noirs de la Cétoine), mettant en valeur les teintes de la partie supérieure et leur donnant un aspect métallique. Cela explique pourquoi l'examen spectroscopique de ces téguments donne des résultats peu nets, la couleur pigmentaire masquant en partie les phénomènes des lames minces. On peut d'ailleurs séparer ces deux parties de la cuticule, mécaniquement et mieux par des moyens chimiques, par l'acide azotique bouillant par exemple. Le degré de concentration varie suivant les Insectes. On arrête l'opération quand il ne reste plus que la mince pellicule supérieure. Bergé a pu ainsi constater que les teintes réapparaissaient quand on examinait la pellicule sur un fond sombre. Sur un fond clair, la teinte n'est plus la même (nous avons vu qu'elle est dans ce cas complémentaire de la précédente). Enfin, on peut faire varier la couleur à l'aide de réactifs modifiant l'épaisseur de la cuticule. Ce qui prouve d'abord que la cuticule n'est pas altérée par le réactif, et ensuite que c'est bien dans cette partie des téguments que se produisent les teintes des lames minces.

Les colorations peuvent être dues aussi à la présence de couches d'air ou de liquide interposés entre les strates de chitine. L'apparence métallique de beaucoup de chrysalides, appartenant au genre *Vanessa*, proviendrait de couches de liquide incluses entre les lames des couches externes. Les colorations ainsi obtenues ont pour caractère de disparaître quand les téguments se dessèchent.

Oiseaux. — Les cuticules externes répandues chez les Invertébrés sont peu développées chez les êtres supérieurs et quand elles existent, elles se localisent de préférence sur les productions épidermiques ou phanères. Telles sont les

plumes, produits épidermiques très différenciés des Oiseaux, qui présentent un grand développement de substance cornée.

Au point de vue de la coloration, les plumes peuvent être divisées suivant la distinction établie par Bogdanow [58], en *plumes ordinaires* et *plumes optiques*.

Les *plumes ordinaires* doivent uniquement leur coloration aux pigments qu'elles renferment. Elles ont la même coloration à la lumière réfléchie et à la lumière transmise (plumes rouges pectorales de la *Linotte*, par exemple).

Les *plumes optiques* ont une coloration qui résulte de leur structure ; la couleur de la lumière transmise n'est plus la même que celle de la lumière réfléchie. Elles renferment bien un pigment habituellement noir, mais ce dernier ne participe pas directement à la coloration.

Fatio [42] a très justement distingué parmi les *plumes optiques* deux catégories distinctes. La première comprend les plumes dépourvues de reflets métalliques, dans lesquelles la coloration du pigment intérieur est profondément modifiée par la présence d'une couche épidermique superficielle transparente et autrement colorée, l'*émail*. Il les a désignées sous le nom de *plumes émaillées*. La seconde renferme les plumes caractérisées par l'éclat métallique et leur structure particulière. Ce sont les *plumes optiques proprement dites*.

La couleur bleue des *plumes émaillées* bien qu'ayant une origine purement structurale, est produite par un phénomène différent de celui auquel les plumes optiques doivent leurs colorations. Elle est liée à un phénomène de diffraction par les milieux troubles, qui sera étudié plus loin. D'ailleurs, cette couleur ne change pas avec l'angle d'incidence.

Les teintes changeantes des plumes optiques proprement dites rentrent seules, comme nous l'avons vu, dans la catégorie des phénomènes dus aux lames minces.

Les plumes optiques sont les plus remarquables par l'éclat de leurs colorations. Leurs teintes métalliques

rivalisent de beauté avec les pierres précieuses. Telles sont les plumes du *Couroucou*, du *Jacamar*, du *Lophophore*, du *Sifilet*, du *Paon* mâle et surtout des *Oiseaux-Mouches*. Chez ces derniers même, la couleur des plumes de certaines régions du corps, comme la gorge, a une telle ressemblance avec celle des pierres précieuses qu'on emploie pour désigner ces petits êtres les noms des gemmes qu'ils rappellent (*Topaze*, *Rubis-Topaze*, *Améthyste*, etc.).

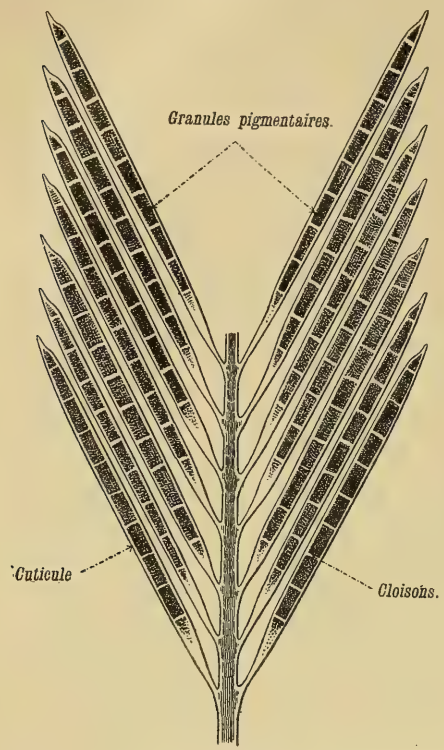


Fig. 2. — Plume de *Pigeon* (une barbe avec ses barbules, à reflets métalliques, de la région cervicale ou gorge). Gr. 120. — La barbe porte deux rangées de barbules symétriques. Les barbules, très régulières, sont fusiformes. Elles sont limitées extérieurement par une cuticule très mince dans laquelle se produisent les jeux de lumière (phénomènes d'inférences par les lames minces). Elles renferment un pigment abondant qui forme un écran absorbant, mettant en valeur les irisations de la surface. Le pigment noir est contenu dans de petites loges séparées par des cloisons transparentes (Voy. p. 256).

La structure des plumes optiques offre des caractères spéciaux dont la connaissance est indispensable pour comprendre les conditions dans lesquelles se produisent leurs colorations. A cet effet, j'ai étudié la structure de ces plumes dans les parties colorées et non colorées ; je les ai comparées entre elles et avec des plumes d'Oiseaux de la même espèce ou d'espèce différente, occupant la même place sur le corps, mais dépourvues de reflets métalliques. Les plumes de la gorge du *Pigeon* vont tout d'abord nous fournir les éléments de cette comparaison.

Les plumes de la gorge du *Pigeon* se présentent avec des aspects très variables chez les sujets d'une même race et chez les représentants des diverses variétés ; tantôt, elles offrent des teintes vives, métalliques ; tantôt, au contraire, elles sont presque dépourvues de reflets (coloration noirâtre); tantôt, enfin, elles sont complètement blanches. Ces aspects correspondent à des particularités de structure ne portant que sur certaines parties de la plume.

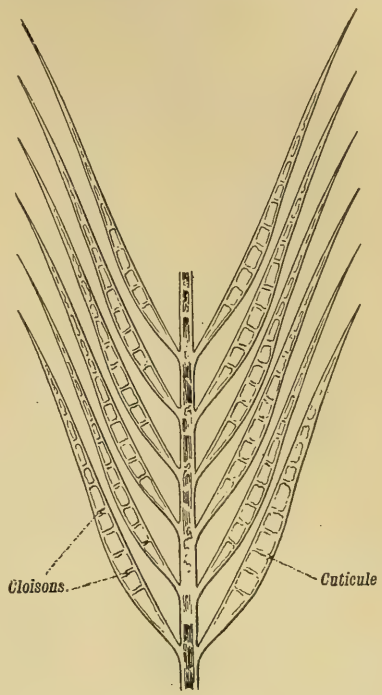


Fig. 3. — Plume de *Pigeon* (une barbe avec ses barbules, de couleur blanche, de la région cervicale ou gorge). Gr. 120. — Les barbules ont une forme moins régulière que dans la figure 2. Le pigment renfermé dans les loges est remplacé par des bulles d'air. Les phénomènes de réflexion simple qui se produisent à la surface de ces nombreuses bulles donnent à la plume une teinte blanche (Voy. p. 256).

Toute plume, en effet, est fondamentalement constituée par trois parties (Voy. fig. 2) : un *axe primaire* ou *tige* d'où se détachent des *axes secondaires* ou *barbes* portant chacune une double rangée d'*axes tertiaires* ou *barbules*. La tige est peu développée dans les plumes optiques ; les barbes, très rapprochées dans la région centrale, entre-croisent obliquement leurs barbules, sans qu'il n'y ait entre elles aucune connexion. La région colorée forme une zone marginale s'atténuant vers la base de la plume et correspondant à la partie non recouverte par les plumes voisines. Les différences qui distinguent ces plumes portent sur les barbes et les barbules. Ces parties sont les seules représentées dans les figures ci-contre. Le rôle important dans la coloration des plumes optiques est dévolu à la barbule.

La barbule affecte la forme d'un fuseau dont l'extrémité libre se termine en pointe ; l'extrémité opposée s'insère sur la barbe par un court pédicule.

a. Dans la plume à reflets métalliques (Voy. fig. 2), les barbes ont un diamètre relativement assez considérable. Les barbules très développées sont symétriquement rangées de chaque côté de la barbe et accolées les unes aux autres ; leur ensemble forme une lame réfléchissante assez homogène. Leur forme est très régulière. Elles sont limitées extérieurement par une cuticule cornée, anhyste, transparente, d'une épaisseur inférieure à 1 μ, et que l'on peut mettre en évidence à un fort grossissement (900 diamètres), en faisant varier la vis micrométrique du microscope. Dans l'intérieur de la barbule, se trouve un pigment noir, abondant, formant l'*écran pigmentaire* ; des cloisons transversales, transparentes, semblables à la cuticule externe avec laquelle elles se continuent, divisent la barbule en une série de loges placées bout à bout.

b. La plume complètement blanche (Voy. fig. 3) représente un état complètement opposé ; elle a des barbes et des barbules bien moins développées, comme on peut le constater d'après les figures qui ont été établies d'après des dessins faits à la chambre claire. Les barbules ne sont plus aussi régulièrement fusiformes ; elles montrent un commencement de division en deux régions (l'une basilaire, élargie ; l'autre périphérique, filamenteuse), présentant d'ailleurs une transition ménagée. La couche pigmentaire est absente et remplacée par de nombreuses bulles d'air donnant la couleur blanche (Voy. p. 234). La cuticule, de dimensions peu différentes de la précédente, et les cloisons transparentes rappellent seules la structure étudiée dans les plumes précédentes, mais ces cloisons sont peu nettes et limitées à la région médiane élargie.

Les deux faits caractéristiques à retenir sont : l'atrophie générale de la plume, l'absence de pigment et son remplacement par de l'air.

c. Entre ces deux états extrêmes, la plume noire (Voy. fig. 4), presque entièrement dépourvue de reflets métalliques, apparaît comme une forme de transition. Le trait le plus saillant de sa structure réside d'une part dans l'inégalité des barbules rangées des deux côtés de la barbe, et d'autre part dans le développement relatif des diverses parties.

Fig. 4. — Plume de *Pigeon* (une barbe avec ses barbules, de couleur noire, dépourvue de reflets métalliques de la gorge). Gr. 120. — Les barbules de chaque rangée ne sont pas symétriques. Le pigment contenu dans les loges est moins abondant et mélangé à de l'air. Les reflets métalliques sont presque éteints (Voy. p. 257).

Les barbules de l'une des rangées, fusiformes, rappellent celles des plumes métalliques ; mais elles sont moins régulières. Leur extrémité libre est bifide. La cuticule paraît épaissie ; les cloisons transparentes sont moins nettes que dans les barbules à reflets. Enfin la couche pigmentaire est peu dense, et ne garnit pas d'une manière complète les loges de la barbule ; de là, la présence de traînées blanches correspondant à la disparition du pigment, et probablement à son remplacement par de l'air.

Les barbules de la rangée opposée, bien plus atrophiées, sont presque filiformes ; les cloisons ne sont indiquées qu'extérieurement ; l'extrémité libre est bifide et la base présente une région élargie, sorte de palmature, par laquelle elles s'insèrent sur la barbe. Les caractères de ces barbules sont d'ailleurs peu nets, et ils passent souvent à ceux des barbules de l'autre rangée.

On peut donc dire qu'au point de vue de leur structure,

les plumes presque dépourvues de reflets représentent un état moyen : les diverses parties sont moins développées que dans les plumes à reflets, mais moins atrophiées que dans les plumes blanches; le pigment est peu abondant et la cuticule externe plus épaisse que dans les plumes à couleurs métalliques.

En résumé, les plumes à reflets métalliques diffèrent des plumes dépourvues de reflets chez le *Pigeon*, pris comme exemple, par les caractères suivants : 1° accroissement plus considérable des différentes parties de la plume (barbes et barbules); 2° disposition régulière des barbules; 3° forme bien définie et cloisonnement très net des barbules; 4° cuticule externe très mince; 5° grand développement et continuité de l'écran pigmentaire. Ces caractères s'atténuent dans une même plume à mesure que l'on s'éloigne de la partie colorée.

Cette structure se retrouve avec les mêmes caractères dans les plumes à reflets métalliques, du moins dans les parties colorées des barbules, chez les autres Oiseaux à brillante livrée.

Les plumes (vertes) du *Couroucou* se rapprochent beaucoup sous ce rapport de celles du Pigeon. Les barbules de ces plumes affectent la forme de baguettes divisées en loges remplies de pigment, placées bout à bout, et séparées par des cloisons transparentes; la cuticule est également très mince (de l'ordre du μ). Les barbules de chaque rangée, d'ailleurs peu serrées, se croisent avec les barbules de la rangée voisine.

Dans les cas précédents (*Pigeon*, *Couroucou*), la barbule entière offre la même structure et participe à la coloration. Dans d'autres cas, la structure que nous avons définie et à laquelle est liée la coloration métallique n'est présentée que par une partie de la barbule. Telles sont les plumes du *Sifilet*, du *Docimaste ensifère*, du *Rubis-Topaze*, de l'*Améthyste* et autres Oiseaux-Mouches, dont les barbules sont partiellement métalliques.

Les plumes de la gorge du Sifilet (*Parotia sexpennis*) sont formées d'une tige très courte; les barbes, longues, partant de cette tige, s'irradient en éventail. Contrairement à ce que l'on observe dans les autres plumes, les barbes, dans la partie colorée, ne portent de barbules bien développées que sur un seul côté; les barbules de la rangée opposée, atrophiées, ne sont représentées que par de petits filaments (Voy. fig. 5). Les barbes sont assez rapprochées pour que leurs barbules se recouvrent en partie les unes les autres. Les barbules ont la forme de massue; elles se composent de segments renflés dans leur milieu et rétrécis au niveau des cloisons transparentes. Elles sont surtout développées à leur extrémité libre; la région basilaire amincie ne présente plus de cloisons. La cuticule est très mince (de l'ordre du μ).

Fig. 5. — Plume de Sifilet (*Parotia sexpennis*), à reflets métalliques, de la gorge. Gr. 120. — Les barbules ne sont bien développées que sur un seul côté. Elles ont une forme en massue et présentent la constitution ordinaire des plumes optiques proprement dites (cuticule très mince et écran pigmentaire noir, sous-jacent, avec cloisons transparentes (Voy. p. 259).

Les plumes de la gorge du *Docimaste ensifère*, comme celles des autres Oiseaux-Mouches (*Améthyste*, *Rubis-Topaze*, etc.) sont aussi partiellement métalliques; mais ce n'est plus vers l'extrémité libre que se trouve la partie colorée. Ces plumes sont imbriquées, les régions découvertes à l'air libre présentent seules des reflets, et c'est là exclusivement que se rencontrent les barbules métalliques. Les barbules sont également développées de chaque côté de la barbe et se recou-

vrent très légèrement. Chaque barbule (Voy. fig. 6) comprend trois régions : une région basilaire formant un court pédoncule par lequel elle s'insère sur la barbe ; une région moyenne, élargie, et une région distale, filamenteuse, très longue, se redressant presque verticalement. La région moyenne élargie possède seule la structure ordinaire des barbules métalliques. Elle est, en effet, formée de loges remplies de pigment, limitées par une cuticule très mince et séparées par des cloisons très nettes et très régulières.

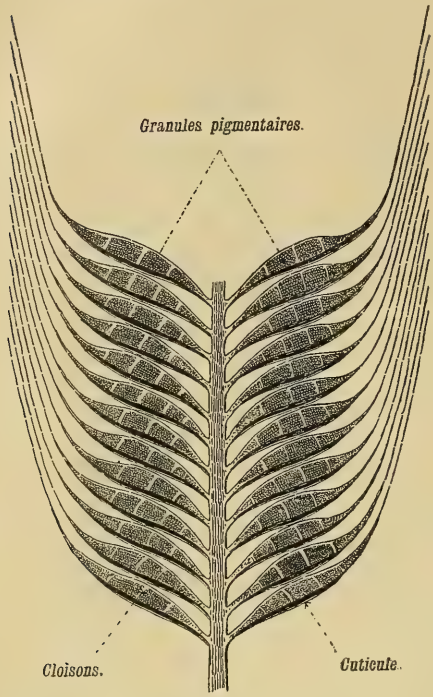


Fig. 6. — Plume d'Oiseau-Mouche (Docimaste porte-épée ou *Docimastes ensifer*), à reflets métalliques (gorge). Gr. 120. — Les barbules sont dites partiellement métalliques. La région élargie seule présente une structure favorable à la production des teintes des lames minces (cuticule très mince et écran pigmentaire noir, sous-jacent, cloisonné) (Voy. p. 260).

La même structure fondamentale se retrouve donc dans toutes les plumes à reflets métalliques. Elle consiste essentiellement en : 1° un élargissement de la barbule ; 2° une grande régularité dans la forme et la disposition de celle-ci ; 3° une augmentation considérable du pigment qui est toujours du pigment noir ; 4° la présence d'une cuticule transparente et très mince (de l'ordre du μ).

Les particularités de structure des plumes optiques ont servi de base à des hypothèses très diverses sur la cause et le mode de production de leurs colorations.

D'après une opinion très généralement répandue, les teintes de ces plumes seraient dues à des phénomènes de réseaux. Cette opinion résulte de la comparaison grossière du réseau formé par les barbules avec les réseaux physiques. Ces derniers nécessitent un système de stries, *régulières*, *très fines*, atteignant le nombre de 50, 100, 200, 300 par millimètre. Or, les barbules ne sont jamais réduites à ces faibles dimensions. D'autre part, je n'ai jamais observé à leur surface de stries délicates qui satisfassent à ces conditions.

Gadow [**22**] a comparé les barbules à des prismes qui décomposeraient la lumière. Cette théorie lui était sans doute suggérée par la forme prismatique des barbules qui est assez répandue parmi les plumes optiques (plumes de la queue du *Paon* par exemple). Chaque barbule serait comparable à une série de petits prismes placés bout à bout ; ces prismes correspondant aux loges que j'ai déjà décrites. La lumière blanche, après dispersion serait décomposée en ses radiations élémentaires. Gadow explique ainsi comment la couleur varie avec l'incidence. L'œil parcourant les diverses parties du spectre, perçoit à chaque déplacement une radiation ou plus exactement le groupe de radiations correspondant à chacune de ces parties. J'ai donné, plus haut, des preuves suffisamment convaincantes établissant que ces phénomènes ne sont pour rien dans la production des colorations changeantes et que ces dernières doivent être rattachées aux phénomènes d'interférences par les lames minces.

La structure des barbules à reflets métalliques permet de préciser le déterminisme du phénomène. Les conditions essentielles consistent : dans les dimensions de la cuticule des barbules et la présence d'un écran pigmentaire absorbant.

Dans toutes les barbules étudiées, nous avons toujours trouvé extérieurement des lames cuticulaires transparentes, très minces (de l'ordre du μ). Nous avons vu, d'autre part,

qu'en faisant varier l'épaisseur de la couche cornée des plumes sous l'action d'agents incolores ne modifiant pas sa nature (acide acétique, glycérine), on obtenait des changements de coloration concomitants et on sait que les teintes des lames minces dépendent entre autres choses de l'épaisseur des lames. C'est donc dans ces lames que doivent se produire les phénomènes d'interférences.

Un autre fait, important pour la coloration, réside dans la présence du fond sombre formé par l'écran pigmentaire placé au-dessous de la substance cornée. Par suite de la présence de cet écran absorbant, la lumière colorée par son passage à travers les lames minces, n'est mélangée que d'une très faible proportion de lumière blanche ; cette dernière étant en grande partie absorbée par le fond. De là résulte l'*aspect métallique* (1).

En supprimant le fond absorbant par la destruction du pigment au moyen de l'eau oxygénée, j'ai observé en effet la disparition de cet aspect. Les teintes ne se présentent plus avec la même intensité; elles rappellent les irisations de la nacre de perle.

Il semble, en outre, que le pigment puisse jouer un rôle encore plus important quoique indirect, dans la manifestation des couleurs des lames minces dans les plumes. Son abondance, en effet, est un des principaux caractères des barbules à reflets métalliques ; et nous savons aussi que dans les plumes qui en sont dépourvues, il est remplacé par des bulles d'air (d'où la coloration blanche). Il se peut donc que, malgré l'existence des conditions requises (minceur de la pellicule, etc.) pour la production de ces colorations, celles-ci ne puissent se manifester parce qu'elles sont noyées dans la lumière blanche réfléchie par l'air. Nous avons vu un fait absolument semblable chez les Insectes (Voy. p. 251). En résumé, l'écran absorbant est remplacé, dans ce cas, par un écran réfléchissant au contraire la lumière blanche.

(1) Il ne faut pas confondre l'éclat métallique avec la réflexion métallique qui est un phénomène d'ordre complètement différent.

En outre de la minceur de la pellicule, il faut donc aussi tenir compte de l'abondance du pigment sous-jacent.

Les barbules dans lesquelles se produisent la coloration ayant souvent une structure identique sur toutes leurs faces, on peut se demander comment il se fait que les plumes optiques ne présentent de coloration qu'à leur face supérieure. Ces différences doivent être attribuées à l'orientation des

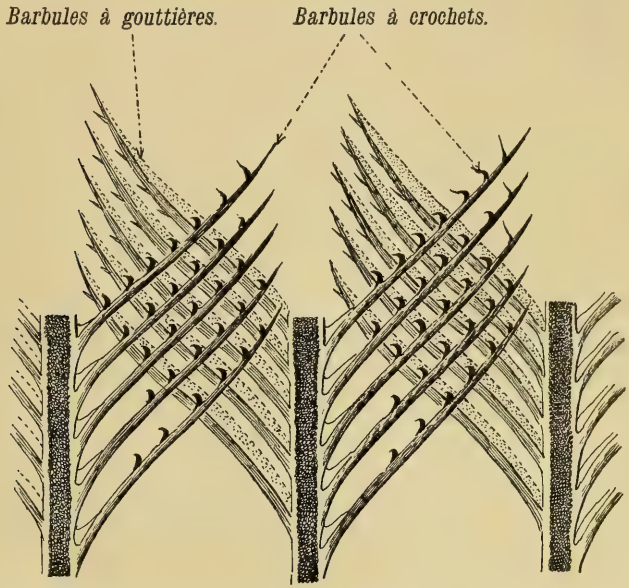


Fig. 7. — (Demi-diagrammatique). Plume locomotrice de *Pigeon*. Les plumes servant à la locomotion (aile et queue) ont une structure en rapport avec leur fonction. Elles diffèrent des plumes de revêtement auxquelles appartiennent les plumes optiques (Voy. fig. 2, 5 et 6), par une solidité plus grande et la présence de crochets s'adaptant dans des cannelures correspondantes, donnant à la plume une grande rigidité (Voy. p. 264 et 265).

barbules. Les rangées de barbules que porte la barbe sur ses parties latérales forment entre elles un angle dièdre ouvert vers l'extérieur. Dans cet angle dièdre, se produisent les réflexions multiples à la suite desquelles la lumière sort colorée. Sur la face interne, ces plumes étant vues par leurs extrémités basilaires, les rayons lumineux sont tangents à l'axe des barbules et la coloration disparaît. On sait en effet que, même pour les barbules vues par la face externe, il y a une

position pour laquelle la coloration s'éteint. Cette position correspond à celle dans laquelle l'observateur voit les barbules par leurs extrémités libres.

Comparées aux autres plumes, les plumes optiques offrent des différences portant non seulement sur leur structure mais aussi sur leur position. Nous allons voir qu'il existe d'ailleurs une relation entre ces deux caractères.

Les plumes d'autres parties du corps, de l'aile et de la queue par exemple, ont une structure un peu différente (Voy. fig. 7); elles sont généralement formées par une tige très forte garnie de barbes et de barbules résistantes. Celles-ci sont reliées les unes aux autres par des crochets s'adaptant dans des cannelures et des encoches correspondantes qui les maintiennent solidement dans leurs positions respectives. L'ensemble constitue une lame plane et résistante, sorte de rame destinée à battre l'air. Les barbules elles-mêmes, de forme prismatique ou cylindrique, sont entourées d'une cuticule épaisse d'une grande solidité. Cette structure en relation avec la locomotion aérienne est peu propre à la production des jeux de lumière. Aussi les colorations de ces plumes ou *plumes locomotrices* sont-elles plutôt pigmentaires.

Les plumes à structure très simple comme le *duvet*, qui recouvre les jeunes et persiste chez l'adulte dans les parties profondes parmi les plumes locomotrices, et les *vibrisses* encore plus atrophiées, ne présentent jamais de couleurs métalliques, peut-être à cause de la simplicité de leur structure et du peu d'abondance de pigment noir. Aussi leur couleur est-elle généralement claire (présence de bulles d'air). Par leur structure et leur disposition, elles sont aptes à s'opposer au rayonnement et préservent ainsi l'Oiseau de la perte de la chaleur.

Au contraire, les plumes qui recouvrent certaines parties du corps (la tête, le cou, la gorge) par suite de leur disposition (nous avons vu qu'elles étaient imbriquées comme les écailles des Poissons et des Reptiles) et des particularités de leur structure (absence de crochets, peu de cohésion des

barbules, tendance à l'aplatissement), sont éminemment propres à la production des teintes des lames minces (Voy. fig. 2, 5 et 6). Elles apparaissent en outre comme des *plumes de revêtement*. On s'explique ainsi que ce soit surtout parmi celles-ci que se rencontrent les plumes optiques.

Les différentes plumes qui recouvrent le corps de l'Oiseau correspondent donc aux variations d'une même forme fondamentale, liées à des adaptations diverses en rapport avec leur position à la surface du corps. Les plumes placées sur les ailes et sur la queue sont locomotrices et leur structure est étroitement liée à cette fonction; de même, les plumes de la tête, du cou, de la gorge, dont le rôle est tout différent présentent une forme en rapport avec leur nouveau rôle : rôle de protection. Les plumes du duvet, grâce à leur structure lâche, sont admirablement disposées pour constituer un écran mauvais conducteur de la chaleur. Il en résulte que la distribution des plumes à la surface du corps de l'Oiseau et par conséquent des colorations suivant leur nature est déterminée par les rapports des diverses parties avec le milieu extérieur.

Ces considérations permettent de s'expliquer comment se répartissent, à la surface du corps de l'Oiseau, les colorations suivant leur mode de production.

Résumé. — Les couleurs des lames minces se produisent dans les téguments de structure lamelleuse, qu'elle qu'en soit la nature (lamelles de la nacre des coquilles, lames de guanine et de guanate de chaux des Poissons et Batraciens, cuticules des Vers, des Insectes, et plumes des Oiseaux), toutes les fois que l'épaisseur des lamelles est suffisamment petite (une fraction de millième de millimètre). La couleur dépend : de la nature, de l'épaisseur des lames minces et de l'incidence de la lumière. La présence d'un écran pigmentaire sous-jacent, absorbant la lumière blanche est une condition favorable à la manifestation de ces colorations; elle explique, en outre, l'aspect métallique de beaucoup d'entre elles (couleurs des Insectes, des Poissons, des Batraciens et des Oiseaux).

3° Couleurs dues à la diffraction par les « milieux troubles ».

La couleur bleue offerte par certains téguments se produit indépendamment de tout pigment de cette couleur. Elle se distingue des teintes des lames minces par son éclat moindre, rappelant celui des couleurs pigmentaires et sa constance sous toutes les incidences.

Ce mode de coloration paraît propre aux Vertébrés: museau du *Mandril*, scrotum de quelques *Singes*, veines de la peau, iris des blonds, tatouages, cou de quelques Oiseaux (*Pintade*, *Casoar*), plumes (*Cotinga*, *Malarus*, *Irena puella*, etc.).

La combinaison de cette couleur bleue avec une couleur pigmentaire jaune donne les teintes vertes des Reptiles (*Lézard vert*), des Batraciens (*Rainette*, *Grenouille*) et des Poissons (*Maquereau*, etc.).

La nature des phénomènes qui donnent naissance à cette couleur a été l'objet de nombreuses discussions. Il est à remarquer qu'elle fut entrevue par les premiers auteurs qui l'étudièrent. C'est ainsi que Brücke [51], et Helmoltz [67] la rattachèrent aux propriétés des « milieux troubles ». Mais ils n'ont pas été suivis dans cette voie par leurs successeurs. Ceux-ci, comme Hering, Goltz, Bedriaga, etc., ont fait intervenir des phénomènes d'interférences sans pouvoir les préciser d'ailleurs. Une base histologique manquait à ces recherches. Pouchet a repris cette étude surtout à ce dernier point de vue et s'éloignant complètement des idées de Brücke et d'Helmoltz, il a vu dans ces phénomènes, la manifestation de propriétés particulières des tissus qu'il a désignées sous le nom de *cérulescence* et rattachées à la fluorescence. Voici d'ailleurs en quels termes Pouchet discute l'opinion de Brücke et émet son hypothèse qui a régné longtemps sans conteste. « M. Brücke, dans son mémoire sur le Caméléon, remarque avec raison que l'examen microscopique d'un iris

bleu offre simplement un tissu transparent reposant sur une couche pigmentaire, et il admet que ce tissu transparent, comme une foule de corps, jouit de la propriété de laisser passer les radiations d'une grande longueur d'onde, en même temps qu'il réfléchit les radiations de plus courte longueur d'onde. Est-ce là, l'origine du phénomène? où bien se rapproche-t-il davantage des faits dits de fluorescence, et doit-on l'expliquer comme ceux-ci par les radiations obscures ultra-violettes réfléchies, ralenties et devenues visibles? Nous ne faisons qu'indiquer ce point sans toucher une question pour l'étude de laquelle il fallait un matériel expérimental dont nous ne disposions pas... » Et il ajoute : « Nous avons proposé, en raison même de la fréquence de cette coloration bleue dans les tissus animaux et en raison de son indépendance de toute structure définie, d'appliquer aux tissus et aux éléments qui la possèdent l'épithète de *cérulescents*. Nous la désignons elle-même sous le nom de *cérulescence*. Elle rappelle beaucoup par ses effets la coloration épipolique d'une solution de sulfate de quinine et mieux encore celle de l'huile de pétrole. Comme cette dernière, en effet, les parties cérulescentes animales ont à la lumière transmise à peu près constamment, sinon toujours, une coloration jaune nettement appréciable au microscope, même avec de forts grossissements. Si on les observe au contraire à la lumière incidente en ayant soin de les placer sur un fond qui absorbe les radiations lumineuses qu'elles laissent passer et n'en émette pas lui-même, elles prennent aussitôt une coloration bleue très intense. » (Pouchet [**77**].) — La question ne pouvait être tranchée que par des recherches expérimentales sur les propriétés physiques des téguments cérulescents. C'est ce que j'ai fait dans un travail en collaboration avec M. Camichel [**01**, **02**]. Ces expériences (1) effectuées à l'aide de méthodes précises établissent, d'une manière définitive, que cette couleur bleue est bien due à

(1) Quand j'ai entrepris ces recherches, j'ignorais l'opinion de Brücke et d'Helmoltz sur le mode de production de cette coloration.

un phénomène de « milieux troubles » et non à la fluorescence comme l'a prétendu Pouchet.

Comparaison des peaux bleues et vertes avec les « milieux troubles ».

Les peaux de couleurs bleues et vertes structurales présentent ce caractère d'avoir une teinte complètement différente de celle de leur pigment. Elles ne renferment en effet que du pigment noir (associé à du pigment jaune dans le cas des peaux vertes) fixé sur de très petites granulations. De tels téguments ont la propriété générale d'être bleuâtres par diffusion et rougeâtres par transmission, propriété facile à mettre en évidence par l'examen direct et plus nettement par l'expérience suivante. Un lambeau de peau prélevé dans la région sous-maxillaire du Lézard vert, qui offre en cette partie une belle teinte bleue est monté dans la glycérine après fixation par l'alcool. On en pratique l'examen microscopique à un faible grossissement, en regardant d'abord directement la préparation. Les écailles paraissent d'un beau bleu, surtout si l'on a soin de placer un écran arrêtant les rayons lumineux qui éclairent la préparation par sa face inférieure. La préparation, ayant une épaisseur notable, est vue ainsi presque exclusivement à la lumière réfléchie. Si l'on place ensuite verticalement l'écran au-dessus et en avant de la platine du microscope, de façon à intercepter la lumière incidente, et à n'éclairer la préparation qu'au moyen des seuls rayons lumineux réfléchis par le miroir ; en d'autres termes, si on l'examine par transparence, la coloration bleue disparaît pour faire place à une teinte jaunâtre. En déplaçant successivement l'écran dans les sens indiqués, on obtient à chaque changement la substitution de ces deux teintes. Cette expérience peut être répétée avec toutes les peaux bleues et vertes, mais aucune ne montre le phénomène avec autant d'intensité.

Or, ces propriétés rappellent absolument celles des « milieux troubles ». Et, comme d'autre part, la structure de semblables téguments est tout à fait comparable à celle de ces milieux, il était naturel de penser que cette coloration bleue était due dans les deux cas au même phénomène.

Il convient, tout d'abord, de définir ce que l'on entend par « milieux troubles », et d'examiner de plus près les propriétés de ces milieux. Nous verrons ensuite comment l'on peut établir, par l'emploi de la méthode spectrophotométrique, une comparaison rigoureuse de ces derniers avec les téguments.

Propriétés des « milieux troubles ». — « Si le milieu dans lequel se propage la lumière n'est pas homogène, quoique restant isotrope, c'est-à-dire s'il renferme des particules de substances étrangères, comme le seraient des poussières ou des gouttelettes en suspension dans l'air, chacun de ces éléments nouveaux du milieu intervient ; le retard produit sur la vibration transmise dans une direction quelconque varie alors d'un point à l'autre sans aucune loi régulière.

« Lorsque ces corps ont des dimensions notablement plus grandes que les longueurs d'onde, ils réfléchissent ou diffusent la lumière, suivant l'état de leurs surfaces. A moins qu'ils n'appartiennent à la catégorie des corps à couleur superficielle, le milieu qui les renferme paraîtra d'un blanc plus ou moins gris dans la lumière blanche. Tels sont les nuages ou les brouillards, les liquides opalins comme le lait, les dissolutions troublées par des précipités ou des poussières en suspension. Si l'on examine le milieu de plus près, à la loupe ou au microscope, on distinguera les particules qui ont altéré sa transparence.

« Lorsque les dimensions des particules sont de l'ordre des longueurs d'onde, les retards qu'elles produisent sont encore variables d'un point à l'autre sans aucune loi régulière. La diffraction a lieu dans tous les sens, et le milieu paraît lumineux, mais une différence essentielle se manifeste dans les deux phénomènes.

« La propagation directe des ondes n'est pas autrement modifiée que par un affaiblissement graduel. Comme le retard produit par une particule a d'autant moins d'importance que la longueur d'onde est plus grande, la diffraction croît avec la réfrangibilité de la couleur. Si la source primitive est blanche, la lumière directe prend une teinte rouge et le milieu paraîtra par diffusion d'une teinte bleue ou violette plus ou moins pure, suivant le degré de ténuité des particules qui en altèrent la transparence. » (Mascart, [89].)

Les « milieux troubles » sont donc des milieux dans lesquels la lumière rencontre des *particules très ténues*, *de l'ordre de la longueur d'onde* (une fraction de millième de millimètre). Cette condition est essentielle. Le phénomène ne se produit, comme nous allons d'ailleurs nous en rendre compte à l'aide d'exemples simples, que lorsque les dimensions d'un « milieu troublé » sont suffisamment petites.

Examinons, en effet, la fumée qui s'échappe d'un foyer ; sa couleur varie suivant le moment où on l'examine, et la façon dont on la regarde. Tant que la combustion est incomplète, la fumée est noire. Cet aspect est dû au nombre considérable de grosses particules de charbon incomplètement brûlées. A ce moment, on se trouve en présence d'une couleur pigmentaire, la couleur de la fumée étant celle des particules de charbon. A mesure que la combustion devient plus parfaite, les particules de charbon sont plus ténues. Lorsqu'elles sont suffisamment petites, les phénomènes optiques changent de caractère. La fumée vue par *l'observateur placé du même côté que la source éclairante* se colore d'une teinte bleuâtre (lumière réfléchie). Examinée au contraire *par un observateur placé par rapport à la fumée du côté opposé à la source éclairante*, elle prend une teinte rougeâtre (lumière transmise). Enfin, si, sans quitter la seconde position, l'observateur interpose un écran entre la source éclairante et une partie de la fumée, il pourra voir en même temps les deux teintes correspondant à la lumière réfléchie et à la lumière transmise.

La fumée d'une cigarette suffit, d'ailleurs, pour réaliser cette expérience en petit. Observée sur un fond sombre elle paraît bleuâtre (lumière diffusée), observée sur un fond très brillant, le ciel par exemple, elle devient rougeâtre (lumière transmise).

Des liquides tenant en suspension de fines particules manifestent des propriétés identiques. Le lait, liquide hétérogène qui contient des particules nombreuses (globules, granulations de caséine) prend une teinte bleuâtre (lumière réfléchie) lorsqu'il est additionné d'eau. Si la quantité d'eau augmente, la translucidité s'accroît et laisse percevoir les teintes, rouge, orangé, jaune de la lumière transmise. Dans le lait non dilué, les phénomènes ne se produisent pas à cause de son opacité complète.

Je signale la préparation du milieu suivant qui donne d'intéressants effets. On verse, au fond d'un verre à expérience, quelques gouttes d'acide chlorhydrique que l'on étend sur les parois. On ajoute ensuite de l'hyposulfite de soude en solution aqueuse saturée. La lumière transmise prend successivement, et dans un temps très court, de belles teintes, jaunes, rouges, puis grises à mesure que les particules de soufre précipitées s'accroissent en nombre et en volume. A la lumière diffusée, on voit apparaître la teinte bleuâtre.

Si, dans les expériences précédentes, on a le soin de placer les mélanges ou les précipités sur un fond absorbant, du papier noir, par exemple, la teinte bleuâtre de la lumière diffusée est beaucoup plus accusée. Elle est, en effet, mélangée à une quantité moindre de lumière blanche. Ce fait est à retenir, nous en verrons de nombreuses applications dans les téguments.

Les mêmes phénomènes se passent d'ailleurs en grand dans la nature. La teinte bleue du ciel, en effet, et les coloris intenses du soleil couchant en sont les plus beaux exemples qu'elle nous offre. La couche d'air qui constitue l'atmosphère contient une grande quantité de par-

ticules solides (poussières) ou liquides (gouttelettes d'eau), de dimensions très petites, variables suivant les conditions climatériques et constamment en suspension. L'atmosphère est donc un milieu trouble (1). Ainsi s'explique la teinte bleue d'ailleurs fortement mélangée de blanc que présentent les parties du ciel éloignées du soleil, c'est-à-dire vues à la lumière diffuse. Cette couleur est favorisée par le fond sombre que constitue l'espace interplanétaire. Tant que le ciel est sans nuages et que le soleil est à une grande hauteur, la teinte jaune de la lumière transmise n'est pas très apparente. Par suite, les corps éloignés prennent cette teinte bleue blanchâtre très peu différente de celle du ciel (lointains bleus des paysages). A mesure que le soleil descend à l'horizon, ses rayons obliques traversent une couche d'air de plus en plus épaisse, et les teintes de la lumière transmise apparaissent. Près du disque solaire déformé, ce sont d'abord les tons chauds de cette dernière, le jaune, l'orangé et le rouge, plus loin se disposent les teintes froides de la lumière diffusée, le gris pourpré (près du rouge), puis le bleu grisâtre, enfin le bleu du ciel.

Ces phénomènes se modifient avec l'état de l'atmosphère ; ils s'effacent quand le ciel est brumeux. Dans ce cas, en effet, les gouttelettes d'eau en suspension dans l'air prennent des dimensions très grandes ; la couleur bleue est alors noyée dans la lumière blanche diffusée par ces particules volumineuses ; elle fait place à une teinte grise.

Ces expériences et ces observations montrent : 1° que les milieux troubles ont la propriété de réfléchir en plus grande quantité les ondes lumineuses les plus courtes (vibrations rapides), et de transmettre en plus grande abondance les ondes lumineuses les plus longues (vibrations lentes) ; 2° qu'il y a presque toujours dans le phénomène mélange de la lumière réfléchie et de la lumière transmise ; les fonds noirs sont favorables à la première, les fonds lumineux à la

(1) Ce fait est à retenir ; nous en verrons plus loin l'importance pour les êtres vivants.

seconde; 3° enfin, que le phénomène ne se produit plus lorsque le milieu devient complètement opaque.

Les milieux troubles ont été l'objet de nombreuses recherches. Clausius, Stokes, lord Rayleigh, Crova, Angström, Hurion, Compan, Stark, etc. ont étudié les propriétés de ces milieux, soit par des mesures directes sur l'atmosphère, soit sur des milieux fabriqués artificiellement.

Hurion [91] et Compan [99] ont employé dans leurs recherches de l'eau troublée par du chlorure d'argent ou de l'essence de citron. Compan s'est aussi servi d'eau troublée par de l'encre de Chine, d'alcool salé anisé, de teinture alcoolique, de savon dans l'eau ordinaire, de noir de fumée, etc.

Dans les expériences spectrophotométriques que j'ai faites avec M. Camichel, j'ai employé le mélange d'eau et d'encre de Chine, et le noir de fumée déposé sur une lame de verre au moyen d'une flamme très large (1).

Vérification spectrophotométrique.

Des nombreux travaux des auteurs précédents, faits soit au point de vue théorique, soit au point de vue expérimental, il résulte que : le coefficient d'absorption K d'un milieu trouble est représenté par l'inverse d'une puissance de la longueur d'onde, qui est, suivant les auteurs et les milieux étudiés : 4, 3, 2 (2).

Nous avons cherché quelle était la loi du coefficient

(1) Le milieu obtenu par la précipitation du soufre, précédemment décrit (Voy. p. 271), ne se prête pas à l'examen spectrophotométrique, les particules de soufre précipité ayant une couleur propre. Nous verrons que cette particularité se présente fréquemment dans les téguments.

(2) D'après les expériences de Compan, il semble que la nature de la lumière transmise dépende des dimensions des particules en suspension. On peut mettre simplement ce fait en évidence : si l'on verse quelques gouttes d'une solution d'azotate de plomb dans de l'eau distillée saturée d'hydrogène sulfuré, la teinte de la lumière transmise varie du gris au rouge vif, en employant des solutions d'azotate de plus en plus étendues, et surtout si l'eau est légèrement gommée.

Ces expériences paraissent indiquer que dans la formule donnant l'intensité de la lumière transmise il doit intervenir un facteur fonction de la dimension des particules.

d'absorption de la peau étudiée, et si une formule telle que $\frac{1}{\lambda^k}$ (K=2, 3 ou 4) pouvait la représenter, afin de vérifier l'hypothèse.

Nous avons ensuite comparé les résultats obtenus exprimés par des courbes avec ceux que nous ont donné des milieux troubles artificiels, et enfin nous avons essayé d'effectuer une réalisation expérimentale de ces téguments.

Tous les téguments ne se prêtent pas également aux recherches spectrophotométriques (1). Dans les premières expériences, nous nous étions adressé à la peau de *Rainette*, à cause de sa minceur, de sa transparence et de son homogénéité. Mais la présence de pigment jaune, mêlé au pigment noir, a rendu impraticable l'interprétation des résultats obtenus (2). Il fallait trouver une peau, qui tout en ayant les qualités de celle de la Rainette, ne renfermât qu'un seul pigment. Après avoir fait quelques essais sur la peau de Lézards, de Poissons, nous nous sommes définitivement arrêtés à la peau de la région cervicale de la *Pintade* (d'un beau bleu).

La peau, préalablement fixée à l'alcool, est montée dans la glycérine, après hydratation et la préparation lutée à la paraffine.

(1) Nous avons fait plusieurs essais préliminaires sur divers téguments. La peau de la région sous-maxillaire du Lézard vert, dont j'ai déjà parlé (Voy. p. 268), est trop épaisse et manque d'homogénéité. Les bandes bleutées de la face dorsale de certains poissons (Maquereau) ne peuvent être étudiées spectrophotométriquement, à cause de la présence d'une petite quantité de pigment jaune; de plus ces peaux se détachent difficilement des tissus sous-jacents et ne sont jamais bien homogènes. Les peaux tatouées (peau humaine et peau de Cobaye) sont trop épaisses.

(2) Dans les peaux vertes (Rainette), la présence de pigment jaune rend l'étude trop difficile. La formule de l'absorption de la lumière transmise est alors de la forme :

$$m = f(\lambda) + f'(\lambda),$$

$f(\lambda)$ étant le coefficient d'absorption du milieu trouble, dépouillé de pigment jaune, $f'(\lambda)$ étant le coefficient d'absorption du pigment jaune.

Il est impossible d'étudier une formule aussi compliquée par des expériences qui ne peuvent être étendues à des radiations très éloignées dans le spectre à cause de la grande opacité des peaux.

L'appareil photométrique est le spectrophotomètre de Crova, modifié par M. Camichel; le prisme à vision directe est remplacé par quatre prismes de flint (1).

Voici comment on procède : on amène à l'égalité les deux spectres pour une radiation déterminée; l'angle des deux nicols est α; le faisceau d'intensité I_2 qui ne traverse pas les deux nicols est atténué par une pile de glaces (couvre-objets) qui a l'avantage d'atténuer la lumière sans la colorer.

Après avoir noté l'angle α, on remplace la pile de glaces par la peau (Voy. fig. 10).

On amène à l'égalité les deux spectres, et l'on nomme α' l'angle des sections principales des deux nicols.

Si l'on désigne par I_1 l'intensité maximum du faisceau qui traverse les deux nicols, on a :

$$I_1 \sin^2\alpha = I_2 K,$$

K dépend du nombre de glaces empilées.

On a dans la deuxième expérience :

$$I_1 \sin^2\alpha' = K' I_2 e^{-mz},$$

z désigne l'épaisseur; m, le coefficient d'absorption :

$$m = f(\lambda).$$

On a :

$$\frac{\sin^2\alpha'}{\sin^2\alpha} = \frac{K'}{K} e^{-zf(\lambda)},$$

d'où :

$$\log. \frac{\sin\alpha}{\sin\alpha'} = b.f(\lambda) + a.$$

Soient : λ_1, λ_2, λ_3, λ_4, etc., les longueurs d'onde pour lesquelles les déterminations sont faites. On forme :

$$y_2 = \log\frac{\sin\alpha_2}{\sin\alpha'_2} - \log\frac{\sin\alpha_1}{\sin\alpha'_1} = b[f(\lambda_2) - f(\lambda_1)];$$

$$y_3 = \log\frac{\sin\alpha_3}{\sin\alpha'_3} - \log\frac{\sin\alpha_1}{\sin\alpha'_1} = b[f(\lambda_3) - f(\lambda_1)];$$

$$y_4 = \log\frac{\sin\alpha_4}{\sin\alpha'_4} - \log\frac{\sin\alpha_1}{\sin\alpha'_1} = b[f(\lambda_4) - f(\lambda_1)].$$

On construit la courbe, lieu des points :

$$(\lambda_2, y_2)\ (\lambda_3, y_3\ (\lambda_4, y_4).$$

(1) Camichel et Bayrac [01].

Si le noir de fumée et la peau ont la même constitution, la courbe Cn du noir de fumée doit avoir des ordonnées

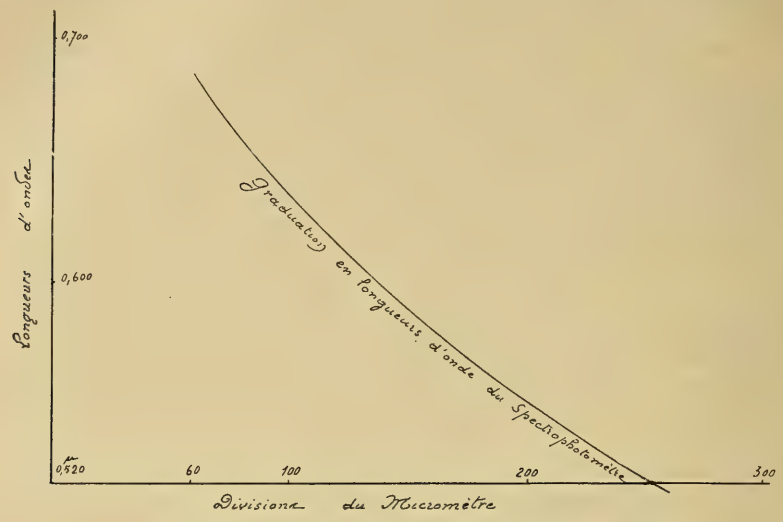


Fig. 8. — Les abscisses partent de 0, les ordonnées de 0μ,520.

proportionnelles aux ordonnées correspondantes de la courbe Cp de la peau.

Voici le tableau des expériences.

Graduation du micromètre.

63 div.	686
85 —	656
150 —	589
257 —	518

Peau de Pintade.

Extinction des nicols : 4°,3.

Micromètre.	λ	Peau de Pintade. $\alpha' + 4°,3$.	Peau de Pintade. α'	Pile de glaces. $\alpha + 4°,3$	Pile de glaces. α	$-\log \frac{\sin \alpha'}{\sin \alpha}$.	Ordonnées de la courbe Cp.
		°	°	°	°		
85	0μ,656	43,4	39,1	52,7	48,4	0,07397	»
100	638	38,5	34,2	47,8	43,5	0,08801	0,014
125	612	33,4	29,1	45,9	41,6	0,13518	0,061
150	589	30,4	26,1	44,9	40,6	0,17004	0,096
175	470	29,0	24,7	46,0	41,7	0,20190	0,128
200	552	26,5	22,0	45,7	41,4	0,24310	0,169
225	536	24,6	20,3	44,3	40,0	0,26782	0,193
257	517	22,7	18,4	44,3	40,0	0,30887	0,235

Les angles α et α' résultent des moyennes d'un très grand nombre d'expériences croisées, de manière à éliminer les variations des lampes.

Remarque. — Les expériences n'ont pu malheureusement

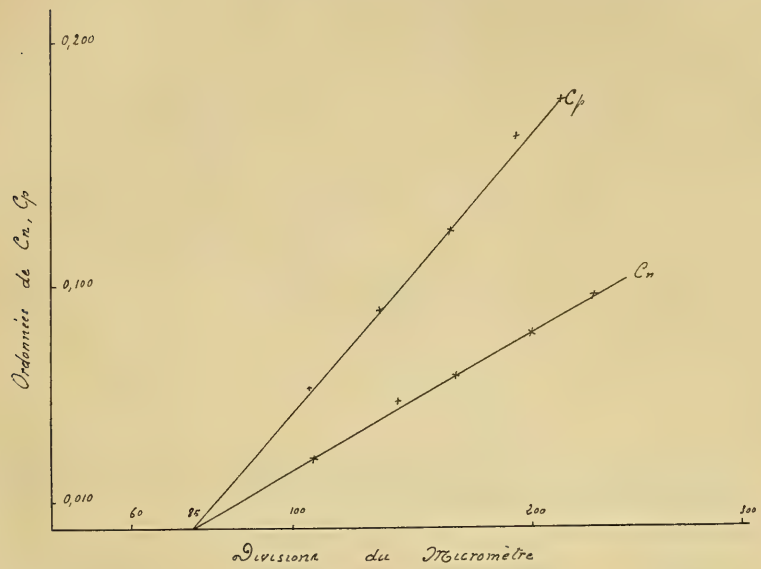


Fig. 9. — Cp, courbe de la peau de Pintade ; Cn, courbe du noir de fumée.

être étendues à des couleurs présentant une plus grande différence de longueur d'onde.

Noir de fumée.

Extinction des nicols : 4°,3.

Micromètre.	λ	Noir de fumée. $\alpha' + 4°,3$.	Noir de fumée. α'	Pile de glaces $\alpha + 4°,3$.	Pile de glaces α	Ordonnées de la courbe Cn.	$\log \frac{Cn}{Cp}$.
		°	°	°	°		
85	0μ,656	43,7	39,4	57,3	52,7	»	»
100	638	41,0	36,7	53,2	48,9	0,0026	0,84510
125	612	37,3	33,0	51,2	46,9	0,0293	0,32293
150	589	35,6	31,3	51,1	46,8	0,0491	0,29207
175	570	34,6	30,3	51,0	46,7	0,0611	0,32188
200	552	32,6	28,3	50,0	45,7	0,0807	0,31940
225	536	31,3	27,0	49,8	45,5	0,0981	0,29433
257	517	29,3	25,0	48,7	44,4	0,1210	0,28828

Le rapport des ordonnées correspondantes des deux courbes est sensiblement constant (Voy. fig. 9).

Calcul de $\frac{Cn}{\frac{1}{\lambda_i^4} - \frac{1}{\lambda_1^4}}$

	$\log \frac{Cn}{\frac{1}{\lambda_i^4} - \frac{1}{\lambda_1^4}}$
638	1,61151
612	2,22908
589	2,22749
570	2,17531
552	2,17690
536	2,16430
517	2,20084

Si on laisse de côté le premier nombre, on remarque que :

$$\log \frac{Cn}{\frac{1}{\lambda_i^4} - \frac{1}{\lambda_1^4}} \quad \text{est constant.}$$

On voit que le coefficient d'absorption de la peau de la Pintade peut être représenté par une formule de la forme λ^k, K étant égal à 4 (1).

On peut donc conclure des résultats précédents que la *peau étudiée est identique au noir de fumée comme constitution physique.*

Nota. — Dans les expériences précédentes, nous avons employé un moyen commode pour atténuer la lumière. Ce moyen consiste à se servir de piles de couvre-objets en les groupant en paquets de : 1 plaque, 2 plaques, 3 plaques, 5 plaques, 10 plaques, 20 plaques, etc., contenues dans une boîte ; on peut ainsi placer sur le trajet du rayon lumineux un nombre de plaques variable à volonté.

Pour faciliter les mesures, nous avons imaginé un petit appareil s'adaptant au spectrophotomètre et permettant

(1) Les puissances 3 et 2 donnent aussi des résultats compatibles avec les erreurs expérimentales des déterminations, mais c'est la quatrième puissance qui paraît convenir le mieux. Pour résoudre complètement cette question, il faudrait que l'écart des longueurs d'onde fût plus grand que dans nos expériences.

de placer devant la fente de ce dernier, alternativement la préparation étudiée et les piles de couvre-objets (Voy. fig 10).

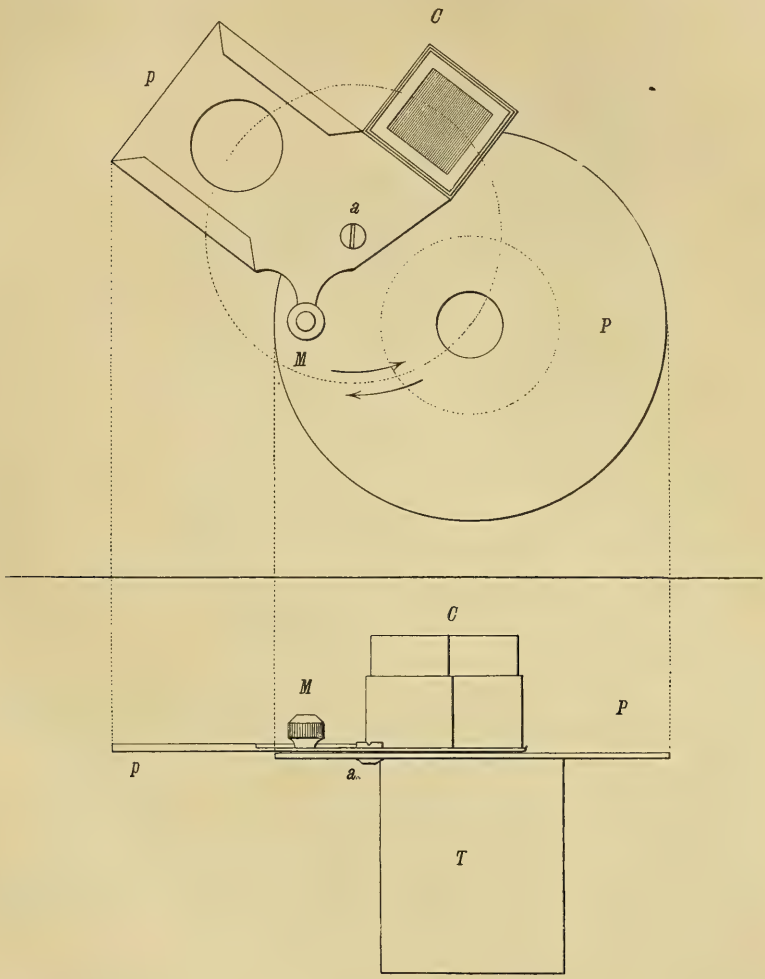


Fig. 10. — T, tube s'adaptant au spectrophotomètre; P, platine fixe; *p*M*a*C, pièce mobile tournant autour de *a* et mue par la manette M; *p*, pièce sur laquelle on fixe la préparation; C, boîte métallique portant les piles de couvre-objets (Voy. p. 278).

Conclusion. — Les expériences spectrophotométriques vérifient donc l'hypothèse d'une manière complète. Elles montrent que le coefficient d'absorption de la lumière dans

la peau est une fonction rapidement décroissante quand la longueur d'onde augmente. Donc, pour les grandes longueurs d'onde (radiations peu réfrangibles), le coefficient d'absorption de la peau a une valeur faible ; au contraire, pour les petites longueurs d'onde (radiations très réfrangibles), le coefficient d'absorption a une valeur considérable.

Les courbes obtenues avec la peau (*Pintade*) et les milieux troubles artificiels (noir de fumée, encre de Chine) sont absolument comparables.

L'étude des peaux vertes (*Rainette*) présente plus de difficultés, la présence du pigment jaune modifiant la formule de l'absorption. La comparaison directe de la peau et d'un milieu trouble artificiel est également impossible.

La réalisation expérimentale de ces peaux permet d'établir une comparaison rigoureuse entre le noir de fumée et les peaux bleues. On peut arriver facilement à obtenir un milieu ayant les mêmes propriétés que la peau de Pintade, en incorporant à de la gélatine une solution d'encre de Chine. En ajoutant à la solution d'encre de Chine, de l'acide picrique en proportion convenable, on peut chercher à faire artificiellement un milieu assez analogue à celui qu'offre la peau de Rainette ; mais il est difficile d'établir une comparaison aussi rigoureuse que celle du noir de fumée et des peaux bleues.

RÉALISATION DES « MILIEUX TROUBLES » PAR LES TÉGUMENTS

La structure des « milieux troubles » peut être réalisée de diverses manières dans les téguments : 1° tantôt par des matières appartenant en propre à l'organisme, comme les granules pigmentaires (*milieux troubles pigmentaires*) ; 2° tantôt par des corps étrangers introduits sous la peau (*tatouages*); 3° tantôt enfin par des bulles gazeuses (air) incluses dans les tissus. Il faut toutefois, et *c'est là une condition indispensable, que ces particules soient de très petites dimensions* (*de l'ordre de la longueur d'onde, c'est-à-dire une fraction de millième de millimètre*).

Milieux troubles pigmentaires (peaux bleues et vertes).

L'examen microscopique permet toujours de déceler, dans les peaux bleues, la présence de petits granules pigmentaires

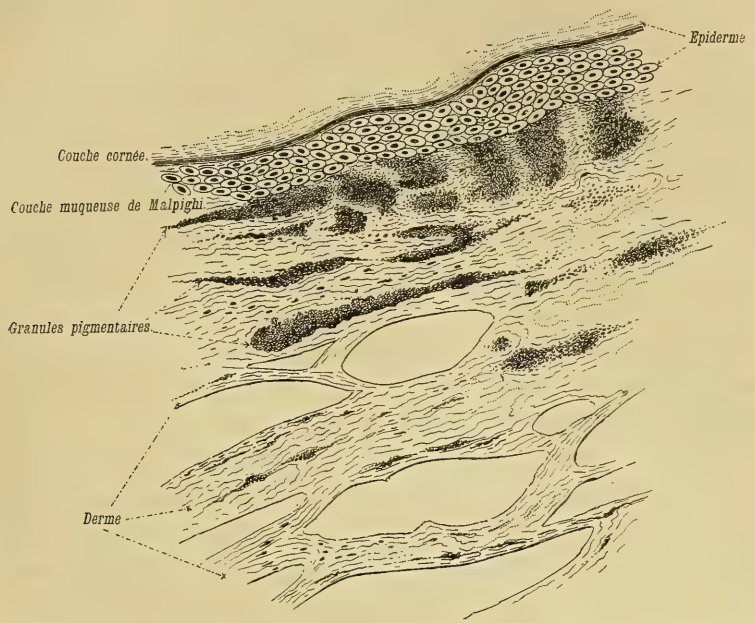


Fig. 11. — Peau de *Pintade* de la région cervicale (coupe transversale). Gr. 450 (Voy. p. 281). — La peau de la région cervicale de la Pintade a une teinte bleuâtre (phénomène de milieu trouble, Voy. p. 274). Les phénomènes de diffraction donnant cet aspect sont dus aux granules pigmentaires de très petites dimensions (inférieurs à 1 μ) contenus dans le derme. Ces granules pigmentaires forment des îlots et des traînées particulièrement abondants dans la partie superficielle du derme, immédiatement au-dessous de l'épiderme. Le lambeau de peau avec lequel a été faite cette préparation a la même provenance que celui qui a servi aux mesures spectrophotométriques.

noirs. Chez les Mammifères, ces granules sont également répandus dans le derme et l'épiderme (Voy. fig. 15); chez les autres Vertébrés, ils se localisent dans le derme. Dans la peau de *Pintade*, par exemple (Voy. fig. 11), ils se présentent sous forme d'épaisses traînées surtout développées dans les régions supérieures du derme immédiatement au-dessous de l'épiderme. Leurs dimensions sont variables. Je distinguerai à cet égard deux sortes de granules reliés d'ailleurs

par de nombreux intermédiaires : 1° les uns petits, de l'ordre du μ (1) (mensurations sur la *Pintade* et la *Rainette*), qui produisent la couleur bleue, d'autant plus accusée que les dimensions des granules sont moindres; 2° les autres, plus volumineux, formant un écran absorbant qui met en valeur la teinte bleue de la lumière diffusée.

Dans la pratique, les granules sont difficiles à mesurer (2). A cause de leur abondance, il est en effet peu aisé de les isoler. Le procédé courant qui consiste à en détruire une partie par des réactifs appropriés n'est pas praticable. Les plus petits, en effet, ceux qui nous intéressent le plus sont les premiers détruits et seuls les pigments plus volumineux persistent (3).

Au pigment *noir* est souvent associé un pigment *jaune*. Le mélange donne naissance aux teintes vertes qu'offrent certains Vertébrés (*Rainette*, *Maquereau*, etc.).

Ce qui précède permet de comprendre les variétés de coloration qui distinguent des espèces voisines, des individus d'une même espèce et les diverses parties du corps d'un même individu (4). Il suffit, en effet, de différences

(1) Il se peut aussi qu'il existe des granules pigmentaires de dimensions extrêmement réduites échappant aux plus forts grossissements. Ces granules seraient à rapprocher de ces petits êtres ou microbes dits *invisibles* (mesurant moins de 0μ,1 limite de la visibilité avec les plus puissants objectifs), qui prennent de jour en jour une importance si grande en pathologie. Nous savons déjà que beaucoup d'affections dont les agents spécifiques étaient restés longtemps inconnus : la fièvre aphteuse (Löffler et Frosch), la péripneumonie bovine (Nocard et Roux), la « horse sickness » (Nocard), la fièvre jaune (Reed et Caroll), la clavelée (Borrel), la mosaïque du tabac (chez les végétaux), etc. ressortissent à ces microbes (Voy. Roux [03]).

(2) Les moyens habituels employés en histologie ne sont pas suffisamment précis. Quand les grandeurs à mesurer sont inférieures au μ, les erreurs sont de l'ordre de ces grandeurs.

(3) On sait, en effet, que les réactifs attaquent d'autant plus facilement les corps que leur surface est plus grande; sous ce rapport l'avantage est aux petits granules qui ont proportionnellement une surface plus grande.

(4) On sait que la coloration des yeux (chez les Mammifères) tient uniquement à la présence du pigment noir (mélanine). Lorsque, en effet, ce dernier est complètement absent (albinos), l'iris est incolore par lui-même; la teinte rougâtre qu'il présente provient uniquement des vaisseaux du fond de l'œil. Lorsqu'il est abondant, les yeux sont bruns, lorsqu'enfin il est peu abondant, ces derniers paraissent bleus. La teinte bleue est favo-

minimes dans le nombre et les dimensions des granules pour que la coloration soit modifiée (*Grenouilles* vertes ou brunes, bandes alternativement noires et vertes des *Tritons*, etc.). Je crois également avoir établi que la couleur bleue, offerte par certains animaux à changements rapides de couleurs, reconnaît la même origine. Le *Caméléon*, le *Galeote*, la *Rainette*, que j'ai spécialement étudiés n'ont, en effet, dans leurs téguments que des pigments de couleur jaune, rouge et noire. Ces pigments sont contenus dans de grands éléments cellulaires ramifiés (Voy. fig. 13 et 14) doués de mouvements propres, qui ont pour effet soit de rassembler les granules pigmentaires au centre de l'élément, soit au contraire de le disséminer dans toute l'étendue de la cellule. On a pensé jusqu'ici que la couleur bleue se produisait chez ces animaux en dehors des cellules pigmentaires, soit en vertu des propriétés cérulescentes de ces téguments (Pouchet), soit en vertu des propriétés du milieu (milieu trouble dû à des granulations autres que les granulations pigmentaires. — Brücke). En réalité, il n'en est pas ainsi. La couleur bleue est produite par les cellules à granules pigmentaires noirs.

Mes expériences sur la *Rainette* montrent que les exemplaires bleuâtres (Voy. Pl. I) correspondent à la dilatation extrême des cellules pigmentaires noires (milieu trouble) ; on peut, en effet, comme dans les expériences décrites précédemment (Voy. p. 268) en déplaçant un écran devant le microscope faire apparaître successivement les teintes de la lumière transmise (rougeâtre) et de la lumière réfléchie (bleuâtre) par ces éléments cellulaires.

Les exemplaires à teinte jaunâtre (Voy. Pl. II) offrent au contraire ces éléments contractés, noirs et opaques. Nous avons vu que le phénomène des milieux troubles cesse de se produire dès que le milieu devient opaque (Voy. p. 270). C'est très probablement par un phénomène de même ordre qu'ap-

risée par le fond sombre constitué par la choroïde. Les différences de couleur dans les yeux noirs et les yeux bleus tiennent donc uniquement, d'une part, à la quantité des granules pigmentaires, et, d'autre part, à leurs dimensions.

paraît la couleur bleue chez le *Caméléon* et le *Galéote versicolor*. J'ai d'ailleurs constaté que chez ce dernier, dans les régions où la peau était bleue, les chromoblastes étaient dilatés au maximum, ou tout au moins leurs arborisations étalées immédiatement au-dessous de l'épiderme.

Milieux troubles par tatouage.

Dans les peaux tatouées, la couleur bleue est liée à la présence de corps étrangers introduits profondément dans les téguments (derme), soit volontairement (tatouages ornementaux) ou accidentellement (tatouages professionnels), sous forme de fines particules. Deux cas peuvent se produire : 1° les particules introduites n'ont pas de couleur propre ; elles sont noires ou de couleur très foncée ; 2° les particules sont colorées.

Le premier cas est réalisé dans les tatouages pratiqués avec l'encre de Chine ou le noir de fumée. Les particules profondément incrustées sont de grosseur variable, volumineuses dans la profondeur, et très ténues particulièrement dans les traînées qui marquent le trajet des aiguilles qui ont servi à les fixer. Nous retrouvons la constitution ordinaire des milieux troubles avec les deux ordres de granules : les uns donnant la teinte bleuâtre, les autres faisant écran.

Dans le second cas, lorsque par exemple le tatouage a été pratiqué avec des matières colorées, carmin, indigo, vermillon, ocre rouge, etc., sa teinte est la même que celle de la matière employée. Le phénomène des milieux troubles se produit bien comme dans le cas précédent, mais il est masqué par la couleur propre des particules. A la couleur structurale se superpose une couleur pigmentaire et c'est cette dernière qui l'emporte dans les effets visibles (1).

(1) La teinte bleuâtre du sang qui marque sur la peau le trajet des vaisseaux et qui apparaît dans divers états asphyxiques (cyanose) ressortit vraisemblablement à la même cause. Le sang, en effet, a la constitution d'un milieu trouble. Dans le plasma, en outre des globules rouges et blancs assez volumineux, circulent de petites granulations élémentaires (fragments de cellules lymphatiques ou de plaquettes sanguines). La couleur du sang résulte du mélange d'une couleur de structure (milieu trouble) et

Milieux troubles par bulles gazeuses (plumes).

La couleur bleue de certaines plumes, comme celle des téguments que nous venons d'étudier se rattache au phénomène des milieux troubles (*Cotinga*, *Malurus*, *Irena puella*, etc.). Cette couleur, indépendante de l'incidence, disparaît à la lumière transmise. Ce caractère déjà remarqué par les premiers observateurs (Bogdanow [58]) les avait fait placer dans la catégorie des *plumes optiques*. Fatio [42], avec juste raison, les distingua des plumes optiques à reflets métalliques et les désigna à cause de leur structure sous le nom de *plumes émaillées*. Il avait, en effet, observé que ces plumes ont une couleur différente de celle du pigment qu'elles renferment, et que la teinte de ce dernier est modifiée par la présence d'une couche épidermique superficielle, transparente qu'il appela l'*émail*. En détruisant la couche de l'émail par le grattage, la teinte bleue disparaît et est remplacée par la teinte noire du pigment sous-jacent. Enfin ces plumes se distinguent en outre des plumes optiques à reflets métalliques ou plumes optiques proprement dites par le siège de leur coloration. Ce n'est plus la barbule qui, comme dans ces dernières, en est le substratum, mais la barbe elle-même. Une plume émaillée (*Cotinga*, *Malurus*) se compose, en effet, d'un axe portant les barbes, développées en forme d'éventail et dépourvues de barbules, du moins dans la partie colorée. Une barbe de *Cotinga*, examinée au microscope (Voy. fig. 12), se présente sous la forme d'un cylindre composé de deux parties s'emboîtant l'une dans l'autre, très différentes par leur aspect et leur constitution. La partie périphérique (émail) est formée de loges plus ou moins régulières, d'une couleur jaune verdâtre, creusées dans la matière cornée. La partie centrale a un aspect fibreux et renferme un pigment d'une teinte bistre.

d'une couleur pigmentaire (hémoglobine). Dans le sang veineux ou asphyxique, l'hémoglobine réduite est rouge sombre ; la couleur de structure l'emporte; dans le sang artériel, au contraire, c'est la teinte pigmentaire rouge clair de l'hémoglobine qui domine.

On peut s'assurer que c'est bien dans la couche périphérique ou émail que le phénomène se produit. En répétant, en effet, au microscope l'expérience déjà décrite (Voy. p. 268) avec les plumes du Cotinga, on voit apparaître dans cette couche les teintes caractéristiques de la lumière réfléchie et de la lumière transmise par les milieux troubles. Il est donc permis de penser que l'on a affaire à un phénomène de cette nature. Une démonstration plus rigoureuse en a été donnée par Häcker et Meyer [01], précisément pendant que j'effectuais des recherches de même ordre sur les plumes. Mon propre travail sur ce point se borne à confirmer leurs résultats.

Ces auteurs ont employé pour cette démonstration la méthode spectrophotométrique. Mais cette méthode me paraît, dans ce cas, insuffisante, car les mesures qu'elle permet de faire restent imprécises. La plume est, en effet, un milieu de constitution essentiellement irrégulière et discontinue. C'est même cette difficulté qui m'a arrêté quand j'ai voulu étendre aux plumes les recherches que j'avais faites sur la peau.

L'expérience qui me paraît la plus probante, faite par ces auteurs et que j'ai vérifiée sur le *Cotinga* est la suivante : On lèse par le grattage la couche périphérique (émail), de manière à « abraser » la cuticule qui limite extérieurement les loges (ou Kätschen, cellules en petite caisse des auteurs allemands), afin que des liquides puissent pénétrer dans leur intérieur. On peut placer sur le bord de la lamelle des substances d'indice de réfraction différent : xylol, benzol, huile de cèdre, etc., ou baume du Canada. C'est avec cette dernière substance que j'ai pratiqué l'expérience. A un fort grossissement (Voy. fig. 12), on constate les phénomènes suivants. A mesure que le baume pénètre dans les loges, la substance incluse, de couleur jaune verdâtre, paraît se contracter et se rassembler en une masse centrale envoyant des prolongements périphériques qui ne sont pas, d'ailleurs, toujours très nets. Cette masse se réduit de plus en plus et prend l'aspect d'une bulle d'air qui ne tarde

pas à disparaître; au-dessus de la bulle, on voit apparaître en certains endroits de la paroi des loges des points foncés (Voy. fig. 12, *a*). On doit, d'après Häcker et Meyer,

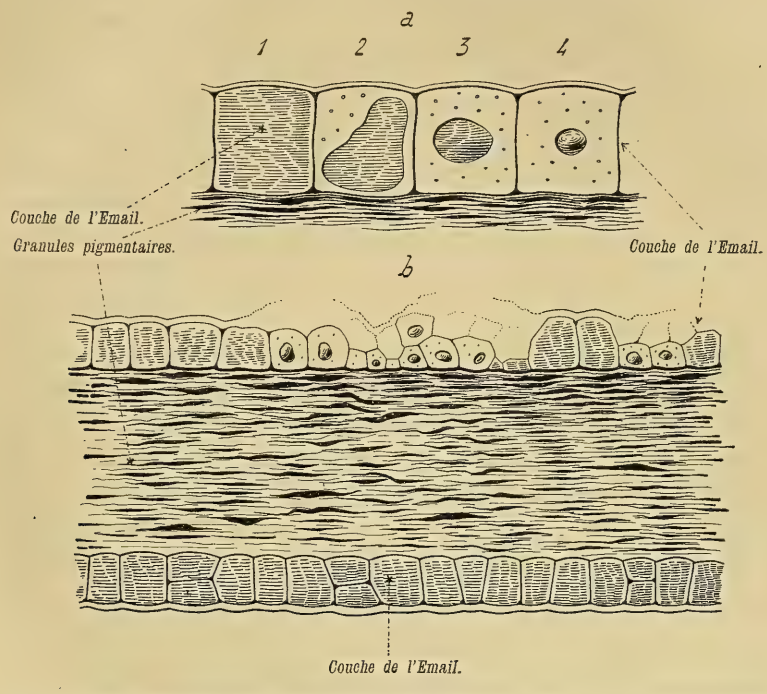


Fig. 12. — Expérience sur la plume du *Cotinga* (Voy. p. 286). — *b*, barbe (la barbe ne porte pas de barbules dans la région colorée). Gr. 325. — On abrase la couche de l'émail et on fait pénétrer ainsi à l'intérieur des loges qui composent cette couche des substances de même indice de réfraction que la matière cornée (baume de Canada, par exemple). En *a* (dessin demi-diagrammatique), on peut suivre en 1, 2, 3 et 4 les phénomènes produits par l'introduction du baume du Canada dans les loges. L'air contenu dans ces dernières est chassé par le baume et on voit apparaître les pores et les canaux dont elles sont percées. Le phénomène des milieux troubles est dû à la présence de ces pores et de ces canaux, remplis d'air, qui sont de très petites dimensions (une fraction de millième de millimètre).

interpréter de la manière suivante les phénomènes qui se déroulent au cours de cette expérience. Le baume du Canada dont l'indice de réfraction est à peu près le même que celui de la paroi des loges (substance cornée), en pénétrant dans les cavités en a chassé l'air qu'elles renferment et s'est substitué peu à peu à lui. Quant aux prolongements de la masse centrale et aux points sombres qui apparaissent pendant sa

contraction, ils correspondent à des canaux également remplis d'air. Dans le Cotinga, ces pores sont peu visibles, l'indice de réfraction du baume étant très peu différent de celui de la paroi. Cette ponctuation superficielle correspondrait à des pores, orifices des canaux, mettant en communication la cavité centrale avec l'extérieur. Häcker et Meyer en ont conclu : « *qu'il n'y a aucun doute que le remplissage de ces cavités (ou Kätschen, petites caisses) par l'air et spécialement des pores de la paroi, est la cause de ce fait que cette couche de cellules paraît jaune rougeâtre à la lumière transmise et bleu de ciel à la lumière réfléchie.* » Or ces canaux et ces pores remplis d'air sont de très petites dimensions. Le diamètre des premiers serait de 0$^{\mu}$,8 et celui des seconds de 0$^{\mu}$,3 chez le Malurus. Ceux du Cotinga seraient de même ordre. D'autre part, l'air que renferment les canaux et les pores n'a pas le même indice de réfraction que la paroi des loges. L'indice de réfraction du milieu est à peu près de 1,52, celui des corps transparents de 1,0003. Il en résulte que la couche périphérique de la barbe de ces plumes constitue un milieu transparent renfermant des corps également transparents, mais d'indice de réfraction différent. Les dimensions de ces derniers étant très petites, la structure de ce milieu est celle d'un milieu trouble. De là la couleur de ces plumes.

Je ferai remarquer, en outre, que la présence de la couche pigmentaire placée au-dessous de l'*émail* transparent est favorable à la teinte bleue de la lumière diffuse et joue ainsi un rôle indirect dans la manifestation de celle-ci, comme c'est le cas général dans les téguments.

J'ai observé aussi, qu'en faisant bouillir certaines de ces plumes (*Tanysipera Carolina*) dans de l'acide acétique, elles perdaient leur coloration (contrairement à ce qui se passe pour les plumes à reflets métalliques); et ne la reprenaient pas après dessiccation ; car elles gardent la teinte noirâtre qu'elles ont prise sous l'action de ce réactif. On peut expliquer ce résultat en supposant que

l'air est chassé par l'ébullition et que les canaux sont obturés par le gonflement de la substance cornée.

Donc, dans les plumes, la teinte bleue est due, comme dans la peau, à un phénomène de milieu trouble. Mais les éléments qui produisent cette structure sont différents. Ce ne sont plus les granules pigmentaires qui interviennent, mais des canaux et des pores remplis d'air, de très faibles dimensions, creusés dans la paroi externe de la couche périphérique (émail) de la barbe.

La partie centrale de la barbe remplie de pigment noir sert d'écran absorbant qui favorise la couleur bleue de la lumière diffusée.

Résumé. — La couleur bleue que l'on observe dans les téguments des Vertébrés (peau et plumes), est liée à un phénomène de diffraction par les milieux troubles. Dans la peau, la lumière est diffractée par les granules pigmentaires ou des corps étrangers (de très petites dimensions), tandis que dans les plumes elle est diffractée par des bulles d'air. Dans les deux cas, il existe un écran noir absorbant qui met en valeur la teinte de la lumière diffusée.

CHAPITRE III

COULEURS PIGMENTAIRES

Les *couleurs pigmentaires*, les plus répandues, sont dues à la présence de matières colorantes qui imprègnent les tissus. Ces matières colorantes sont appelées *pigments* (1).

Les couleurs pigmentaires sont produites *par voie d'absorption*. Elles sont dues à l'action sélective des pigments sur les radiations qui composent la lumière blanche.

(1) Du mot latin *pigmentum*, qui désignait autrefois les couleurs matérielles employées dans la peinture.

Toutes les radiations autres que celles qui donnent la couleur sont absorbées par la matière colorante. Ainsi, par exemple, la couleur rouge d'un tissu résulte de la manière inégale dont le pigment agit sur la lumière blanche incidente. Toutes les radiations autres que les radiations rouges sont absorbées par le pigment. Un tel tissu ne diffuse, s'il est opaque, ou ne laisse passer, s'il est transparent, que des radiations rouges. Lorsque la matière colorante absorbe également toutes les radiations, le corps paraît *noir* et il n'est visible que grâce à la présence de corps voisins, blancs ou colorés. En réalité, il n'existe aucun corps réellement noir, car toujours une faible quantité de lumière est diffusée par la surface.

Les couleurs pigmentaires ne sont jamais simples. Des pigments rouges, jaunes, bleus ne renvoient pas strictement les radiations qui correspondent à ces couleurs, mais bien toutes sortes de rayons, parmi lesquels une catégorie est prépondérante. Nous qualifions la couleur de ces pigments par la catégorie de radiations qui domine. Enfin, la lumière colorée par un pigment est toujours mélangée à de la lumière blanche en plus ou moins grande quantité qui est diffusée sans altération. Ainsi s'expliquent les infinies variations de nuance et les différences de tonalité d'une même nuance offertes par les couleurs pigmentaires.

Les couleurs produites par l'absorption (dues chez les êtres vivants à la présence de matières colorantes extractives ou pigments), se reconnaissent aux caractères généraux suivants : 1° elles sont indépendantes de l'incidence de la lumière ; 2° elles ont la même teinte à la lumière diffusée et à la lumière transmise.

Pigments.

Les pigments des animaux et des végétaux sont des composés organiques définis, qui peuvent être extraits des tissus. Ils offrent une grande variété dans leurs propriétés et leur composition.

Lorsqu'on veut classer les nombreux pigments que l'on rencontre dans les téguments des animaux, on se heurte à de sérieuses difficultés. Nous ne connaissons pas, en effet, suffisamment les liens qui les unissent pour les classer d'une manière naturelle. On peut néanmoins essayer d'en grouper un certain nombre, les mieux connus, et d'en former quelques grandes familles, telles que celles des pigments gras ou lipochromes et des mélanines. Il en existe malheureusement beaucoup qui ne rentrent pas exactement dans les cadres tracés ou dont les caractères ambigus ne permettent pas de leur assigner une place définitive. On doit donc se contenter pour le moment d'une classification provisoire, simple esquisse que l'avenir précisera.

Je distinguerai tout d'abord : 1° les pigments produits par l'organisme, dérivant de l'activité cellulaire ou *pigments intrinsèques*, et 2° les pigments existant préformés, introduits dans l'organisme ou *pigments extrinsèques*. J'ajouterai que les limites de ces deux sortes de pigments ne sont pas nettement définies.

Parmi les premiers ou pigments intrinsèques, je séparerai les pigments ordinaires ou *pigments proprement dits* et certaines substances détournées de leurs fonctions habituelles, utilisées parfois comme pigments par l'économie. J'appelerai ces derniers : *pigments occasionnels*. Nous verrons d'ailleurs qu'entre ces substances et les pigments il existe des points de contact et que les différences ne sont pas toujours bien tranchées.

Ce premier groupement, basé sur des notions étiologiques, me paraît assez rationnel.

Les pigments ordinaires ou *pigments proprement dits* sont peu connus dans leur étiologie et leur pathogénie; nous les classerons d'après leur composition chimique. Ils comprennent plusieurs classes (1) :

1° Les pigments hydrocarbonés ou *lipochromes*;

2° Les pigments azotés (*hémoglobine*, *mélanines*).

Après avoir étudié ces pigments, nous examinerons les divers états sous lesquels ils se présentent dans les tissus : état dissous et état granuleux (*granules pigmentaires*, libres, ou inclus dans des éléments cellulaires, les *cellules pigmentaires*).

I. — Pigments intrinsèques.

a. — Pigments proprement dits.

Pigments hydrocarbonés. Lipochromes.

Les lipochromes forment une vaste famille dont les limites ne sont pas bien précises. Ils se rapprochent beaucoup des corps gras par leur composition et leurs propriétés. Comme ces derniers, en effet, ils sont solubles dans l'éther, le chloroforme, la benzine (solution jaune) et le sulfure de carbone (solution rouge); sous l'action des acides concentrés, l'acide sulfurique, par exemple, les lipochromes, rouges, orangés, virent au bleu. Il en est de même de l'action de l'iode sur certains d'entre eux. Leurs spectres, très intenses dans le rouge, le jaune et le vert, présentent des bandes d'absorption dans la partie la plus réfrangible. Avec les solutions étendues, les bandes, au nombre de trois, sont situées respectivement dans le bleu, l'indigo et le violet; avec une concentration plus grande, les bandes se réduisent à deux : l'une vers F, l'autre entre F et G. La position des bandes change avec la nature du dissolvant.

(1) Je ne m'occuperai dans ce chapitre que des familles principales, les petits groupes non encore définitivement classés seront étudiés plus loin dans les divers embranchements du règne animal (Voy. chap. VI).

Tableau général des pigments.

- **A. — Pigments intrinsèques. (Pigments produits par l'activité cellulaire.)**
  - 1° Pigments proprement dits. (N'existant dans les tissus qu'en tant que matières colorantes.)
    - *a*) Pigments hydrocarbonés ou lipochromes. (Pigments voisins des graisses.)
      - *Pigments* jaunes, orangés, rouges et bleus des Invertébrés et des Vertébrés.
      - *Pelagéine* (Méduses). — *Astroviolettine* (Astropecten bispinnatus). — *Astrogriscine* (Astropecten auriantacus). *Astroviridine* et *Velelline* (Asterina velella). — *Astroïdine* (Astroides calicularis). — *Ophiurine* (Ophiures). — *Rhizostomine* (Rhizostomes). — *Echinastrine* (Echinaster). — *Pentacrine*. — *Actinochromine*, etc.
      - *Zoonérythrine*.
      - *Carotine* des Végétaux.
    - *b*) Pigments azotés.
      - Hémoglobine et ses dérivés.
        - *Biliverdine* (Coquille des Trochidés, des Haliotidés).
        - *Turbobrunine* (Coquille des Turbidés).
        - *Pigment brun* de l'Aspergilus niger.
      - Mélanines. (Pigments noirs.)
        - *Pigments noirs* de beaucoup d'Invertébrés (Céphalopodes), et des Vertébrés (pigment cutané).
        - *Pigments pathologiques* (maladie bronzée d'Addison, et tumeurs mélaniques pigmentaires *pigments ocres* ou hémosidérines).
  - 2° Pigments occasionnels. (Ne jouant que dans certains cas le rôle de pigment.)
    - *Acide urique* (Pieris).
    - *Acide lépidoptérique* (Papillons).
    - *Guanine* (Poissons, Batraciens).
    - *Cholestérine* (Oiseaux).
- **B. — Pigments extrinsèques. (Pigments introduits par la voie sous-cutanée, digestive, ou respiratoire.)**
  - Très variés.
    - Granulations des tatouages, dépôts de particules d'argent (médication argentique, etc.).
    - Granulations diverses des Amibes, Éponges, etc., particules de charbon (pigmentation noire des poumons).
    - Chlorophylle et ses dérivés.

Les lipochromes présentent une étroite parenté avec l'un des principes de la bile, la *cholestérine*. Ces rapports importants ont été vus pour la première fois par Krukenberg [86] et bien mis en lumière dans un travail récent (Cotte [03]). On ignore encore toutefois si les lipochromes renferment un noyau de cholestérine ou un homologue, ou bien si les premiers peuvent se transformer en cette seconde substance. Il est possible que les lipochromes soient des éthers de la cholestérine.

Une de leurs propriétés les plus intéressantes réside dans leur sensibilité à la lumière. Ils se décolorent très facilement sous l'action de cette dernière. Cette propriété est très développée dans les gouttelettes graisseuses du fond de l'œil ; mais elle atteint son plus haut degré dans le pigment de la rétine ou *pourpre rétinien*. La rétine se décolore à la lumière, mais la couleur se régénère à l'obscurité. Cette transformation peut être provoquée par toutes les radiations à l'exception des rayons jaunes.

Les transformations qui s'opèrent dans certains de ces pigments leur ont fait attribuer un rôle respiratoire. C'est ainsi que, d'après Meréjkowsky [81-83], la *zoonérythrine* (1), si répandue chez les animaux inférieurs, aurait des propriétés analogues à celles de l'hémoglobine. Comme le pigment sanguin, en effet, la zoonérythrine forme des combinaisons oxygénées, mais ces combinaisons sont stables et incolores. D'autre part, la réduction de ces composés pourrait s'effectuer dans certains cas. Ainsi, d'après Letellier [90], le pigment de la Limace rouge provient de la réduction de la zoonérythrine oxydée. Cette action réductrice est à rapprocher de celle qui se produit dans le mucus de quelques Mollusques (*Murex*, *Purpura*, etc.) (2).

(1) Ce terme s'applique à un certain nombre de lipochromes à caractères imprécis.

(2) Ce mucus, dont les anciens tiraient le pourpre de Tyr si renommé, est de couleur blanchâtre. Il contient une substance chromogène incolore qui devient, sous l'influence de la lumière, successivement jaune, verdâtre, violette, puis pourpre. Ce qui prouve bien que cette substance pourpre ou *pu-*

Les lipochromes affectent avec les graisses des rapports très étroits. Ils se présentent en général en solution dans ces corps. C'est ainsi que dans les œufs des Oiseaux où sont accumulées d'abondantes réserves nutritives, pour le développement de l'embryon, la formation des graisses coïncide avec l'apparition des lipochromes. La *lutéine*, pigment du jaune de l'œuf, se produit en grande abondance. Aussi cette substance est-elle l'une des plus étudiées et des mieux connues de la classe des lipochromes. Le pigment rouge qui colore la chair du *Saumon* est en dissolution dans une huile qui, au moment de la reproduction, est dérivée vers la zone génitale; en même temps, la chair perd sa coloration rosée. Ces rapports des lipochromes avec les graisses les a fait assimiler à des matières de réserve jouant un rôle important dans la nutrition.

On observe dans l'organisme de certains animaux des liens étroits entre les divers lipochromes. Newbigin [**97**] a montré que les lipochromes des Décapodes (*Homard*, *Écrevisse*) provenaient des variations chimiques d'un même pigment: le pigment jaune du foie. De ce pigment dérivent: 1° le pigment rouge de la carapace, de l'hypoderme et des œufs, très instable, se convertissant facilement en pigment jaune; 2° ou un pigment orangé, par combinaison avec la chaux de la carapace; 3° enfin un pigment bleu par combinaison avec une base organique dérivée des muscles. Il est probable que beaucoup de pigments bleus ont une origine semblable.

Les lipochromes sont très répandus chez les animaux et les végétaux. On les rencontre non seulement dans les téguments, mais aussi dans les liquides de l'économie et dans les viscères (foie des Décapodes), les œufs des Oiseaux (lutéine) et l'ovaire des Mammifères (corps jaune de la Vache).

nicine résulte d'un phénomène de réduction, c'est la transformation de la substance chromogène en substance colorée sous l'action des réducteurs et la décoloration du pourpre (qui vire au vert ou devient bleuâtre) sous celle des oxydants.

On a décrit de nombreux lipochromes chez les Invertébrés, principalement dans les espèces marines : la *pélagéine*, pigment violet des *Méduses* ; l'*astroviolettine*, pigment violet de l'*Astropecten bispinnatus* ; l'*astrogriscine*, pigment gris de l'*Astropecten auriantacus* ; l'*astroviridine* et la *velelline*, pigments verts de l'*Asterina velella*, tous pigments violets, bleus ou verts virant au rouge sous l'action des acides. On rencontre encore : l'*astroïdine*, pigment jaune-citron de l'*Astroides calicularis* ; l'*ophiurine*, pigment brun jaunâtre des *Ophiures* ; la *rhizostomine*, pigment violet des Rhizostomes ; l'*echinastrine*, pigment rouge de l'*Echinaster* (soluble dans l'eau) ; la *pentacrine*, l'*actinochromine*, etc., etc.

Chez les Vertébrés, les lipochromes, rouges, orangés, jaunes, sont très répandus dans les téguments des Poissons (*Cyprin de Chine*, *Carpe*, *Maquereau*, etc.), des *Batraciens* (*Tritons*, *Grenouilles*, *Rainettes*, etc.) et des Oiseaux.

Les Mammifères font seuls exception. Je rappelerai que chez les Vertébrés la couleur bleue n'est jamais pigmentaire. Les pigments bleus, contrairement à ce qui se passe chez les Invertébrés, n'existent pas chez ces animaux. Certains pigments des plumes comme les *zoonérythrines* (Bogdanow) ou *tétronérythrines* (Wurm) très répandus chez les Oiseaux : le pigment rouge du Flamant (*Phœnicopterus antiquorum*), du Cardinal (*Cardinalis virginiacus*) ; celui du liséré rouge des yeux du Faisan, se retrouvent chez les Invertébrés (Krukenberg). Nous avons vu que chez ces derniers, les propriétés de ces pigments (décoloration à la lumière par oxydation) leur ont fait attribuer un rôle respiratoire. Un autre pigment rouge, l'*araroth* (*Perroquet*) se rapproche beaucoup des zoonérythrines. Quant aux autres pigments, ils présentent de nombreuses différences tant par leurs spectres que par leur solubilité ou leur réaction à la lumière. On les rencontre non seulement dans les plumes, mais aussi dans la peau, la graisse et les œufs. D'après Krukenberg et Meyer, tous ces pigments dériveraient de la fuchsine (*cariosulfurine*), comme la *psittacofulvine* en offre un exemple.

Les lipochromes sont également très communs chez les végétaux et se présentent aussi chez eux avec le caractère de matières de réserve. L'un des plus connus est la *carotine*, pigment jaune de la carotte cultivée. Ce pigment a été isolé et étudié par Arnaud [89] dans un grand nombre de végétaux. La carotine peut s'obtenir à l'état de cristaux solubles dans le chloroforme (solution rouge-orangée) et dans le sulfure de carbone (solution rouge-sang). Ces solutions virent au bleu violet sous l'action de l'acide sulfurique. On trouve fréquemment la carotine à l'état de combinaison oxygénée. C'est ainsi que Zerse et Huserman qui l'avaient isolée sous cet état en avaient donné la formule suivante : $C^{18}H^{24}O$. Arnaud qui l'a isolée à l'état de pureté a montré que ce pigment était un carbure de la formule $C^{26}H^{38}$. Beaucoup de feuilles vertes renferment de la carotine, mais cette dernière est masquée par le chlorophylle. Les plantes vigoureuses, dont les feuilles sont très vertes, en renferment plus que les autres. Sa quantité varie, en outre, avec les plantes et avec l'âge. Dans l'ortie et le maronnier, elle atteint son maximum au moment de la floraison, et diminue rapidement jusqu'à la chute des feuilles, sans d'ailleurs disparaître complètement.

Malgré les grandes analogies que présente la carotine avec les lipochromes, Cotte [03] estime que l'on doit la rayer de ce groupe de pigments. Il se demande cependant, si le carotène ne pourrait exister dans la molécules des lipochromes « à titre de corps constituant ou sous forme de noyau d'un des constituants ».

R. Blanchard [90] a trouvé chez les Copépodes (*Diaptomus bacillifer*) un pigment se rapprochant beaucoup de la carotine. En outre des carotines végétales, il y aurait donc des carotines animales.

C'est à des lipochromes rouges, jaunes, etc., que beaucoup de fleurs doivent les belles colorations qui les font rechercher pour l'ornementation.

Une seule bactérie, le *Bacterium egregium*, sécréterait, d'après Zopf [93] un pigment jaune de la classe des lipochromes.

Pigments azotés.

Hémoglobine et ses dérivés. — L'*hémoglobine*, ou matière colorante rouge du sang des Vertébrés et de quelques Invertébrés, n'a pas, du moins directement, une grande importance dans la coloration des téguments. Mais elle donne naissance à une série de dérivés constituant de véritables pigments tégumentaires qui présentent avec les mélanines de nombreux rapports.

On sait que l'hémoglobine, véhicule de l'oxygène, forme avec ce gaz une combinaison peu stable, l'*oxyhémoglobine* qui se décompose dans les tissus et se régénère dans l'appareil respiratoire. Extraite du sang, l'oxyhémoglobine cristallise dans des systèmes différents et offre des caractères variables suivant les espèces. L'oxyhémoglobine appartient au groupe des protéides.

En partant de l'hémoglobine, on peut obtenir toute une série de dérivés, dont deux sont importants pour la connaissance de sa constitution et de ses rapports avec les autres matières colorantes de l'économie; ce sont : l'*hématine* et l'*hémato-porphyrine*.

Décomposée par la chaleur, l'alcool, les sucs gastrique ou pancréatique, l'oxyhémoglobine donne : une substance albuminoïde (la *globine*) et une substance azotée ferrugineuse (l'*hématine*), dont la composition ($C^{32}H^{32}Az^4FeO^4$) est à peu près constante dans les diverses hémoglobines.

L'hématine, sous l'action des acides, est transformée en une *autre matière colorante, non ferrugineuse* : l'*hématoporphyrine*. Notons en passant que le pigment sanguin peut se transformer en matière colorante dépourvue de fer.

L'hématoporphyrine a la même formule que le pigment de la bile : la *bilirubine* ($C^{32}H^{36}Az^4O^6$); ces deux corps ne sont pas identiques mais isomères. La bilirubine, exposée à l'air, se transforme par oxydation en *biliverdine* ($C^{23}H^{36}Az^4O^8$), pigment vert de la bile. Enfin l'*urobiline*, pigment de l'urine,

dérive à son tour des pigments biliaires. Nous verrons plus loin les rapports qui relient les pigments biliaires avec les mélanines ou pigments noirs des téguments. Nous pourrons alors saisir les liens qui unissent tous les pigments de l'économie.

Le sang ne joue un rôle dans la coloration des téguments que dans un nombre de cas très limité, et encore n'est-ce pas en tant que pigment cutané proprement dit mais, bien en tant que pigment sanguin circulant dans les vaisseaux, vu par transparence. C'est ainsi que les replis cutanés qui ornent la tête des Oiseaux (comme la crête et les barbillons charnus du *Coq* de basse-cour par exemple) offrent une coloration rouge qui n'est pas due à un pigment spécial, mais au sang qui circule en grande abondance dans un tissu conjonctif lacuneux. Dans les parties découvertes de l'*Homme*, et principalement sur la face, dans la race blanche, le sang participe à la coloration ; il traduit par sa plus ou moins grande abondance dans les capillaires, sous l'influence du système nerveux, les diverses émotions.

Les dérivés de l'hémoglobine colorent fréquemment la coquille des œufs des Oiseaux. D'après Krukenberg, les pigments bleus et verts proviendraient de la biliverdine ; les pigments bruns, rouges, jaunes de l'hématoporphyrine. Wickmann, plus récemment, les fait dériver de l'hémoglobine ; la stagnation du sang favoriserait la métamorphose régressive de l'hémoglobine d'où résulteraient les pigments. Krukenberg prétend avoir trouvé dans des coquilles d'Invertébrés, des pigments présentant quelques ressemblances avec l'hémoglobine. Ainsi la *biliverdine* colorerait un grand nombre de coquilles de *Trochidés* et d'*Haliotidés* ; la *turbobrunine*, pigment rouge foncé de la coquille des *Turbidés*, pigment voisin de l'hémoglobine, peut être transformée en biliverdine par l'ébullition.

Le pigment brun d'une moisissure, l'*Aspergillus niger*, aurait, d'après Linossier, beaucoup d'analogie avec l'hématine.

Mélanines. — Les Mélanines ou pigments noirs forment une classe de pigments peu homogène. Certains d'entre eux, en effet, ont des relations et des affinités étroites avec l'hémoglobine. Ce sont ceux qui apparaissent au cours de quelques états pathologiques. Tels sont le *pigment ocre* et le *pigment palustre*. Ces deux pigments se forment toujours aux dépens de l'hémoglobine. Les mélanines qui se trouvent à l'état normal dans les téguments et quelques autres pigments pathologiques résultent au contraire de l'activité propre des cellules. Ces deux sortes de pigments sont en outre séparées par des différences de composition chimique.

Pigment ocre. — Le *pigment ocre* (de Kelsch et Kiener [89]) ou hémosidérine (de Neumann [88]) ou rubigine (d'Auscher et Lapicque [95-96]) se présente dans les tissus sous forme de petits blocs, inégaux, irréguliers, d'une couleur jaune-bistre. Il est insoluble dans l'eau, l'alcool et les essences ; peu soluble dans les acides minéraux étendus, et n'est pas détruit par les alcalis étendus même à chaud et par les acides organiques. Mais, caractère important, ce *pigment présente la réaction du fer* (il devient noir sous l'action du sulfhydrate d'ammoniaque et bleu sous l'action combinée du ferrocyanure de potassium et de l'acide chlorhydrique). Le pigment ocre est un hydrate ferrique combiné à des matières albuminoïdes.

Le pigment ocre se rencontre, d'une manière générale, dans tous les cas de destructions globulaires : dans les extravasats sanguins (ecchymoses par exemple), les taches pigmentaires post-hémorragiques, les cirrhoses pigmentaires et le diabète bronzé. Il siège exclusivement dans le derme.

On peut le reproduire expérimentalement comme l'ont montré Quincke et Lapicque en injectant du sang de Chien dans le péritoine ou le tissu cellulaire sous-cutané d'un autre Chien. Les globules rouges sont détruits et subissent une régression pigmentaire. Les granules pigmentaires se déposent dans les ganglions, la rate, la moelle osseuse et même dans le foie.

Pigment palustre. — Le *pigment palustre* est spécial à la

malaria. Il a l'aspect de petites granulations d'une teinte qui varie du brun-sépia au noir de fumée. Comme le pigment ocre et les mélanines, il présente une grande résistance aux réactifs chimiques. Il n'est attaqué ni par les acides forts, même à chaud, ni par la potasse qui le fait seulement pâlir. Mais il est dissout par le sulfure ammonique. Enfin le pigment palustre se distingue du précédent par l'*absence de fer*. Il se rapproche sous ce rapport des autres mélanines, dont il diffère d'autre part par des variations dans la composition chimique et notamment par sa teneur en sels minéraux.

Le pigment palustre est un pigment hématogène élaboré par le parasite de la malaria (*Plasmodium malariæ*). Cet hématozoaire transforme l'hémoglobine des hématies en granules pigmentaires qui apparaissent au bout de quelques heures dans le parasite, phénomène étudié par Laveran en 1880 et confirmé par Richard et Marchiafava et Celli en 1884. Le pigment mélanique apparaît dans ce cas comme un produit d'excrétion du parasite. Ce pigment accumulé dans le corps de ce dernier est mis en liberté après la séparation des corpuscules falciformes. Englobé par les cellules endothéliales et les leucocytes, il est déposé par ceux-ci dans les viscères, le foie, la rate, les ganglions lymphatiques, le cerveau, etc., et quelquefois dans la peau.

Mélanines proprement dites. — Les *mélanines proprement dites* se distinguent surtout par des *caractères négatifs*. Elles présentent, en effet, une grande inaltérabilité qui rend leur isolement très difficile et, d'autre part, l'analyse spectrale ne peut fournir aucun renseignement. Quant à la présence ou à l'absence du fer dans leurs molécules, elle n'a comme l'a montré Carnot [96] qu'une valeur très relative.

Les mélanines sont insolubles dans l'eau, l'alcool et les acides (sauf dans les acides sulfurique et nitrique avec lesquels elles donnent une solution rouge foncé). Certaines (mélanines de la peau, des plumes, des yeux, des tumeurs mélaniques du cheval) ne se dissolvent que lentement dans la

potasse étendue en donnant une solution brune qui forme un précipité brun clair sous l'action des acides. L'acide azotique dissout les mélanines, mais en les décomposant. Le chlore les décolore et les attaque en partie; le résidu brunit sous l'action de la potasse et se dissout plus facilement dans l'eau. D'autres mélanines (mélanines des poils, de la rate, mélaïne de certaines tumeurs mélaniques) sont solubles dans les alcalis.

Les mélanines peuvent être décolorées par l'eau oxygénée, l'eau chlorée, le chlorhydrate d'aniline et l'alcool, la potasse ou l'ammoniaque.

Il est impossible d'obtenir ces pigments à l'état de pureté. On ne peut, en effet, les séparer complètement de la matière protoplasmique qu'ils imprègnent. Les matières organiques, auxquelles ils sont associés, expliquent la lenteur et l'irrégularité de leurs réactions chimiques. Pour la même raison, la composition chimique des mélanines n'a pu être établie d'une manière bien précise. Les résultats des auteurs diffèrent les uns des autres. Schérer, pour le pigment normal de l'œil, a donné la composition suivante : C = 58,08; H = 5,91; Az = 13,76; O = 22,23. Borow a donné une formule un peu différente : C = 54,0; H = 5,3; Az = 10,1; O = 30,0. Les cendres (0,6) contiendraient 0,254 p. 100 de fer; Hirschfeld n'a pas trouvé de fer. La *mélaïne* (noir des Céphalopodes, *Seiche*, *Poulpe*, etc.) se rapprocherait beaucoup, d'après Variot et Desfosses [**81**], et Girod [**81**] du pigment choroïdien. Pour certains auteurs (Prout), la mélanine contiendrait beaucoup de fer; pour d'autres (Gmelin), elle n'en renfermerait que des traces.

La *turacine*, pigment pourpre rougeâtre des plumes de quelques Oiseaux (*Musophagidés*, *Coucou*) contient du cuivre (1). D'après Church [**79-70**], elle a la composition suivante : $C^{82}H^{81}Cu^{2}Az^{9}O^{32}$. On peut l'extraire par l'alcool bouil-

(1) Gautier [**01**] a montré l'importance de certaines substances minérales malgré leur quantité minime (présence du fer, du cuivre et peut-être de l'arsenic dans la molécule des pigments).

lant. Elle se transforme à l'air par l'ébullition en un pigment vert. Ce pigment vert a été trouvé à l'état naturel, par Krukenberg dans les plumes du *Corythœola cristata* (famille des Musophagidés) à l'exclusion de la turacine.

Certains pigments pathologiques se rapprochent beaucoup du pigment cutané normal, ce sont le pigment des Addisoniens et le pigment des tumeurs mélaniques (1).

D'après Nencki, les mélanines contiendraient du soufre en proportions variables, et elles différeraient surtout entre elles par leur teneur en soufre.

Les pigments mélaniques, comme tous les produits de la métamorphose régressive des albuminoïdes sont toxiques. Les pigments dérivés de l'hémoglobine doivent, selon toute vraisemblance, présenter une toxicité analogue à celle que l'on a constatée dans les produits de la destruction des hématies (Ranke, Schiffer, Hoggues, etc.). D'autre part, les ovules surchargés de pigment se déforment et s'atrophient. Enfin, les injections de mélanine provoquent la dégénérescence du foie, des capsules surrénales et du myocarde (Carnot [**96**]).

D'après certains auteurs (Biedermann, Von Fürth et H. Schneider, Gessard [**03**]) les pigments mélaniques dériveraient d'une substance chromogène sous l'action d'une diastase oxydante, la *tyrosinase*.

Origine des mélanines. — On a longtemps discuté sur l'origine du pigment mélanique. Deux théories, celle de l'origine hématique et celle de l'origine autochtone, se sont partagées la faveur des auteurs.

La théorie de l'origne hématique a été émise en 1847 par Virchow. Elle a été soutenue par J. Renaut, Riehl, Ehrmann, Aeby, Nothnagel, Unna, Mayerson, Karg, Mackenrodt, Krause, Affanassief, Bonnet, etc.

La théorie de l'origine autochtone a eu également de nombreux défenseurs : Recklinghausen, Neelsen, Waldeyer, Robin, Audry, Retterer, Bataillon, Carnot, etc.

(1) Pourtant Carnot a pu observer, dans certains granules de pigment mélanique, la réaction du fer.

Ces deux théories sont basées l'une et l'autre sur des faits bien établis qui demandent à être interprétés.

Schmidt [89], en introduisant dans le sac lymphatique dorsal de la Grenouille des fragments de moelle de sureau imbibés du sang d'un animal de même espèce, observa la transformation de l'hémoglobine en pigment ne contenant pas de fer. On peut rapprocher de cette expérience les observations de Carnot [96] sur les modifications de l'hémoglobine dans l'intestin de la Sangsue, sous l'action des sucs digestifs. De même, on peut suivre dans les foyers hémorragiques la transformation pigmentaire du sang extravasé au contact des cellules vivantes (Neumann [88]). Enfin, dans des cas pathologiques que nous avons déjà rapportés (diabète bronzé, mélanémie palustre, etc.). le pigment mélanique a une origine incontestablement hématique.

D'autre part, les défenseurs de l'origine autochtone apportent des preuves non moins convaincantes.

C'est ainsi que dans les larves de Batraciens, d'après Jarisch [91, 92], la mélanine apparaît avant les globules rouges. D'autre part, chez les Mammifères, l'épiderme peut être pigmenté alors que le derme ne l'est pas (Post [94], Audry [94], Retterer [86-87]). Des poils pigmentés peuvent être implantés dans un bulbe dépourvu de pigment. Le pigment du cheveu naît dans l'épiderme. Il se développe d'abord dans les poils et ce n'est que par la suite qu'il est transporté dans le bulbe et dans le derme par des éléments ramifiés d'origine ectodermique (Kodis, Metschnikoff), les *pigmentophages* de Metchnikoff [02]. Les observations de Carnot et Mlle Deflandre [96], sur les greffes pigmentées, plaident aussi en faveur de l'origine autochtone. Une greffe pigmentée transplantée sur une région non pigmentée empiète sur cette dernière. Le pigment se développe d'abord dans l'épiderme. Enfin, Bataillon [91], en étudiant la formation du pigment chez les larves de Batraciens, a montré que la mélanine ne provenait pas de l'hémoglobine, mais bien de la substance

nucléaire ou chromatine. Cet argument est des plus probants.

De ces observations, on est en droit de conclure que le pigment mélanique peut résulter de la transformation de l'hémoglobine ou être élaboré par l'activité propre des cellules, comme l'avait déjà pensé M. Ch. Audry en 1894. Ce dernier procédé (origine autochtone) est le processus normal et aussi celui qui est mis en œuvre dans la plupart des cas pathologiques. L'origine sanguine s'observe plus rarement; à cette origine correspondent le pigment ocre et le pigment palustre.

Fin de la mélanine. Cycle pigmentaire. — Nous ne savons que fort peu de choses sur la fin du pigment mélanique cutané (1). La desquamation épidermique n'en élimine qu'une très petite quantité; chez les Vertébrés recouverts de plumes et de poils, la chute de ces phanères s'accompagne d'une élimination pigmentaire beaucoup plus considérable. Mais la plus grande partie est détruite et résorbée sur place. La facilité avec laquelle s'opère cette résorption dans l'organisme comme en témoigne la disparition rapide du pigment en certains cas, offre un contraste frappant avec sa grande résistance aux réactifs chimiques.

(1) On ne peut rapprocher de l'élimination du pigment cutané normal, celle du pigment pathologique; ce pigment, en effet, n'est souvent comparable au pigment normal ni par sa nature, ni par son siège. Tel est le cas du pigment ocre, par exemple, dont la présence s'accompagne de phénomènes irritatifs dans les tissus qui tentent un effort considérable pour s'en débarrasser. C'est ainsi que dans le diabète bronzé on a trouvé (Rabé [**02**], Mossé [**94**]) le pigment ocre dans l'épithélium de revêtement de diverses glandes (foie, pancréas, glandes salivaires, glandes sudoripares). Ces procédés ne peuvent se comparer avec le processus normal. Le pigment pathologique agit en quelque sorte comme corps étranger et sa présence entraîne une réaction qui ne ressemble en rien à l'excrétion du pigment normal. Il en est de même pour les pigments introduits dans l'organisme. par injection sous la peau. Carnot [**96**], qui a fait de nombreuses expériences, a vu le pigment se fixer dans certains organes (foie, rate, poumon, capsules surrénales) ou s'éliminer sans modification par l'intestin ou les reins, mais il n'a jamais constaté la présence de ce pigment dans les téguments.

L'élimination du pigment pathologique et du pigment injecté sous la peau dans un but expérimental ne peut donc apporter aucune lumière sur la fin du pigment normal.

De nombreux cas authentiques de blanchiment spontané des cheveux ont en effet été rapportés. Metchnikof [01], qui a étudié ce phénomène, a établi que les pigments étaient détruits par certains éléments qu'il désigna sous le nom de *pigmentophages*.

Le cycle parcouru par le pigment, depuis son origine jusqu'à sa fin, varie beaucoup suivant les auteurs. Ehrmann, qui admet l'origine sanguine du pigment, pense qu'il est apporté aux téguments par les cellules rameuses ou *mélanoblastes* qui se trouvent dans l'épaisseur du derme et qui pénètrent jusque dans les couches du corps muqueux de Malpighi (Voy. fig. 15). Ces cellules, d'origine mésodermique, d'après cet auteur, assureraient le transport du pigment de l'intérieur vers l'extérieur. Dans une autre théorie émise depuis déjà longtemps par M. Ch. Audry, le pigment épidermique est résorbé par les cellules migratrices qui viennent le prendre (et non l'apporter) à l'épiderme et le remportent dans le torrent lymphatique; quelques-unes même se fixent dans le tissu conjonctif, « s'y transforment et deviennent des cellules étoilées dont la signification n'est pas celle de cellule fixe, mais bien celle d'un clasmatocyte » (Audry, [94]). Le pigment se comporterait comme les grains de tatouage suivant la vieille description de Virchow.

M. Ch. Audry cite à l'appui de sa théorie le fait que le pigment se retrouve autour des capillaires sanguins et dans les espaces lymphatiques; il rappelle, d'autre part, les observations de Karg [88] qui vit dans des greffes noires phagocytées par les leucocytes, ces derniers chargés de pigment. Les mélanoblastes seraient donc plutôt des éléments de résorption.

Metchnikoff [01], dans ces derniers temps, a repris cette théorie, et décrit un cycle analogue. Il confirme, tout d'abord, l'origine épidermique, autochtone du pigment. On trouve en effet des granulations pigmentaires dans la couche médullaire du poil et on n'en trouve pas dans la papille du bulbe ; « donc, la théorie d'après laquelle le

pigment est importé dans les éléments des poils naissants par des cellules pigmentées et ramifiées du derme ne trouve aucune confirmation ». La disparition du pigment coïncide toujours avec l'apparition d'une grande quantité d'éléments ramifiés bourrés de pigment : ce sont les *pigmentophages*. Ces éléments dérivés de la couche médullaire, c'est-à-dire d'origine épidermique, s'incorporent le pigment de la couche périphérique, émigrent dans la couche corticale et dévorent le pigment. Une partie s'élimine à l'extérieur, l'autre se rend vers la profondeur dans le bulbe. La présence des pigmentophages dans les poils est toujours en rapport avec la perte du pigment. On retrouve des éléments analogues dans d'autres régions, notamment dans les éphélides, les taches pigmentaires, dans la peau du nègre, et dans certains cas de pigmentation pathologique.

L'élimination du pigment se ramène donc à un processus de phagocytose. Et, fait à noter, certains de ces phagocytes (1) auraient une origine épidermique (2).

b. Pigments occasionnels.

Pigments uriques.

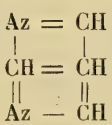
Des produits, généralement excrétés par l'organisme, matières résiduelles provenant de la métamorphose régressive des substances albuminoïdes, peuvent être retenus, fixés dans les téguments et jouer ainsi un rôle dans la coloration. Ce ne sont donc pas des pigments dans le sens strict du mot; ils ne se comportent comme tels que dans des cas déterminés, d'une manière occasionnelle. De là le terme de *pigments occasionnels* sous lequel j'ai cru devoir les désigner. Ces substances établissent une transition entre les pigments proprement dits et les produits d'excrétion. Les liens qui

(1) On ne saurait dans tous les cas donner une origine épidermique aux éléments ramifiés chargés de pigment.

(2) Cette origine avait été déjà soutenue par Kodis.

unissent la pigmentation et l'excrétion, suivant le rapprochement établi par M. Giard, apparaissent d'une manière remarquable dans cette classe de pigments.

Toutes ces substances proviennent de la destruction de la chromatine (substance nucléaire), terme histologique servant à désigner les nucléines, substances albuminoïdes caractérisées par leur richesse en phosphore. Ces nucléines, comme Altmann l'a montré, sont formées d'une albumine et d'une substance très riche en phosphore (*acide nucléique*), plus ou moins lâchement combinées. L'acide nucléique, dont le rôle est capital dans les phénomènes de la nutrition et de la reproduction, donne en se décomposant, d'après Kossel, des produits de la série pyrimidine (pyrimidine, uracile, thymine, xanthine, hypoxanthine, adénine, guanine)



Pyrimidine.

présentant de grandes affinités chimiques, surtout par la xanthine ($C^5H^4Az^4O^2$) avec l'acide urique ($C^5H^4Az^4O^3$) ; ce dernier correspondant à un degré plus élevé d'oxydation.

La *guanine* ($C^5H^4Az^4OAzH$) est très répandue chez les Vertébrés inférieurs (Poissons, Batraciens, Reptiles). Elle est fréquemment unie à la chaux et forme le guanate de chaux. Suivant qu'elle se présente dans les téguments ou dans les autres tissus (vessie natatoire, péritoine) à l'état de plaquettes cristallines et d'aiguilles sous forme lamelleuse ou disposées sans ordre et à l'état de poussière, elle donne aux téguments de vives irisations (Poissons, Batraciens, ou une coloration terne blanchâtre (face ventrale des Poissons, Amphibiens et Reptiles). Enfin, chez les Oiseaux plus élevés en organisation, la guanine ne joue plus aucun rôle dans la coloration ; elle n'apparaît plus dans les téguments et est rejetée à l'extérieur avec les fèces (guano).

Gowland Hopkings [**89**, **92**] et Urech [**93**] ont trouvé, dans

les ailes des Papillons, des pigments provenant de simples modifications des produits ordinaires de l'excrétion. Dans les ailes des Piérides, Hopkings [94] a décelé la présence de l'*acide urique* et a pu le convertir en urée. Un autre corps, l'*acide lépidoptérique*, très voisin des produits normaux de l'excrétion, a pu être isolé dans les ailes de ces Insectes. D'après Urech, tous les pigments des ailes des Lépidoptères proviendraient directement de la destruction de la chromatine du noyau (ou nucléine).

Un autre corps, la *cholestérine*, produit d'excrétion, élément normal de la bile dont nous connaissons les importants rapports avec les lipochromes, peut aussi, très exceptionnellement, prendre part à la coloration des téguments. Sa constitution l'éloigne beaucoup des corps précédents. La cholestérine est, en effet, un alcool d'ailleurs très peu connu ($C^{25}H^{42}O + H^2O$). Elle se présente sous la forme de paillettes brillantes et nacrées déposées à la surface de la peau et dans le bec de quelques Oiseaux. Ses irisations, rappelant celles de la guanine, sont dues à sa structure lamelleuse.

II. — Pigments extrinsèques (ou introduits).

Les *pigments extrinsèques* ou *introduits*, par suite même de leur origine, présentent une très grande diversité. Ce sont, en effet, tantôt des corps inorganiques variés, comme des parcelles de métaux, de charbon, etc., introduits sous la peau, soit directement par effraction (*tatouages*), soit par la voie digestive (*argyrie*); tantôt, le plus souvent, des pigments appartenant à des végétaux et provenant de l'alimentation qui gardent leurs caractères à l'intérieur de l'hôte. De toutes ces substances, la *chlorophylle,* pigment vert des végétaux, est de beaucoup la plus importante.

Chlorophylles et Entérochlorophylles. — La *chlorophylle* n'est pas une substance rigoureusement définie, identique à elle-même dans tout le règne végétal. C'est un corps très complexe, de composition variable. Il n'y a pas, de même que

pour l'hémoglobine, une chlorophylle, mais des chlorophylles. Ces deux corps présentent d'ailleurs un parallélisme remarquable au point de vue de leurs composés (1). Ce fait, qui a été mis en évidence par Nencki [97], montre une fois de plus la parenté qui unit les corps des deux règnes végétal et animal.

Des pigments plus ou moins analogues à la chlorophylle se rencontrent chez les représentants des divers groupes du règne animal, chez les Protozoaires (*Stentors, Paramécies, Euglènes*), les Spongiaires (*Spongille*), les Cœlentérés (*Hydre verte*), les Turbellariés (*Vortex viridis* et *convoluta*), les Insectes (*Sauterelles*, *Phyllis*), dans les branchies des *Ascidies* et les poils des *Paresseux*.

Les relations de la chlorophylle et du pigment vert des animaux sont loin d'être élucidées. Il est, en effet, difficile de surprendre l'origine du pigment vert. On a tour à tour essayé, sans beaucoup de succès, l'examen spectrophotométrique (Becquerel), puis étudié l'action de ce pigment sur l'acide carbonique en présence de la lumière (P. Hallez); enfin, on a cherché le moment où il apparaît sur l'embryon (Brandt et Famintzin). La variabilité des spectres chlorophylliens est trop grande; l'étude des échanges gazeux peu démonstrative; celle du développement embryonnaire présente des causes d'erreur : la contagion, en effet, peut se faire dans l'œuf, comme pour la pébrine du ver à soie, et d'autre part le pigment peut être élaboré par l'embryon. Le procédé le plus simple et le plus pratique est encore l'examen microscopique. Des résultats plus précis peuvent être fournis par des recherches d'ordre chimique ; mais, comme nous le verrons, ils varient beaucoup avec les méthodes employées.

(1) A l'hématoporphyrine de l'hémoglobine correspond la phylloporphyrine dont les propriétés sont identiques (couleur, fluorescence, réaction à la lumière); aux éthers de l'hématine, dus à l'action de l'acide chlorhydrique sur l'hémoglobine ou hémines ($C^{32}H^{31}O^{3}Az^{4}FeCl$), ceux de la phyllotaonine ($C^{40}H^{39}Az^{6}O^{5}Cl$) dus à l'action du même acide (HCl) sur l'alkachlorophylle.

Les cas de symbiose se présentent chez les *Radiolaires* (Famitzin [99]), les *Paramécies* (1), les *Hydres*, les *Turbellariés*, les *Ascidies* et les *Paresseux*.

L'existence d'une chlorophylle animale a été très discutée. Certains animaux, comme les *Stentors*, *Chétoptères*, *Bonellies vertes*, *Orthoptères* semblent posséder une véritable chlorophylle animale. La *stentorine*, l'un de ces pigments les plus répandus, a un spectre qui s'écarte de la chlorophylle, mais il en est d'autres qui s'en rapprochent. Toutefois, contrairement à la chlorophylle, ils peuvent se développer à l'obscurité. Le pigment vert des *Orthoptères* est celui qui ressemble le plus à la chlorophylle par son spectre et ses propriétés. Il présente même des modifications de teintes, saisonnières, parallèles à celles de la chlorophylle des Graminées.

Dans beaucoup de cas, on a pu mettre en évidence l'origine alimentaire de la chlorophylle. C'est ainsi que les expériences de Poulton, Levrat et Conte [02] ont montré que le pigment vert de certaines Chenilles dérive de la chlorophylle des feuilles dont elles font leur nourriture. Il en est de même pour l'entérochlorophylle de Mac Munn, qui se rencontre dans les voies digestives de tous les *Mollusques*, et que cet auteur considérait comme de véritables chlorophylles animales [99]. Les travaux de Dastre et de Floresco [99], qui ont jeté une si vive lumière sur beaucoup de points de la physiologie du foie des Vertébrés et des Invertébrés ont tranché cette question d'une manière définitive, du moins pour certains groupes d'animaux. Les expériences de ces auteurs ont été effectuées sur des animaux à foie bien différencié : les *Crustacés* et les *Mollusques*. Le foie des *Mollusques* contient un pigment chlorophylloïde surajouté aux pigments hépatiques habituels : la *ferrine*, et le *choléchrome* qui existent universellement chez tous les Vertébrés et les Invertébrés. Contrai-

(1) Le Dantec [92] a pu réaliser expérimentalement l'association d'une Paramécie (le *Paramœcium bursaria* et *Paramœcium putrinum*) avec des Algues.

rement aux résultats de Mac Munn [83, 85, 99], Dastre et Floresco n'ont pas retrouvé ce pigment chlorophylloïde chez les *Crustacés*. Ces résultats contradictoires s'expliquent par l'emploi de méthodes différentes dans les recherches. Dastre et Floresco, en employant comme dissolvant le chloroforme au lieu de l'alcool comme Mac Munn, ont pu séparer complètement les pigments biliaires de la chlorophylle. Ils ont vu que le pigment chlorophylloïde n'est pas universellement répandu chez les Mollusques. Des espèces voisines comme le *Poulpe* et la *Seiche* offrent des différences à cet égard. Présent chez le *Poulpe*, ce pigment disparaît chez la *Seiche*. On le retrouve chez la *Moule*, l'*Huître*, le *Pecten*, mais il est absent chez l'*Anodonte*. Il apparaît donc comme un caractère éminemment contingent.

Un premier point sur lequel tous les auteurs sont unanimes, c'est l'identité, au point de vue spectroscopique de la chlorophylle animale et de la chlorophylle végétale. Mais, sur l'origine, les divergences apparaissent. On a fait valoir de nombreux arguments tant en faveur de l'origine animale que de l'origine végétale.

Au point de vue de la première opinion, on peut faire remarquer : d'une part, l'importance secondaire du pigment chlorophyllien chez les végétaux dans l'assimilation du carbone, le rôle prédominant étant dévolu au leucite, substratum de la matière colorante, et d'autre part, les analogies de la chlorophylle avec les pigments biliaires. Ces analogies sont telles en effet que ces substances furent confondues d'abord par Berzélius (1832), et plus tard par Stokes (1863). Plus récemment (1879), Gautier a été frappé des grandes ressemblances, au point de vue chimique, de la chlorophylle et de la biliverdine. Enfin, la persistance du pigment chlorophylloïde chez l'*Escargot*, après le jeûne hivernal, sont des arguments d'un grand poids pour l'origine animale, opinion à laquelle s'arrêta Mac Munn.

A ces arguments on peut opposer certains faits d'observation, et enfin les expériences concluantes de Dastre et Flo-

resco, qui établissent d'une manière définitive l'origine végétale. La grande accessibilité des canaux hépatiques aux substances qui ont pénétré dans l'intestin, et la résistance de la chlorophylle comme en témoigne sa persistance au bout de vingt ans, dans des feuilles sèches (dans des feuilles de thé après infusion ; dans les résidus de la digestion) ; enfin la non-universalité de sa présence dans le foie d'espèces voisines, sont autant de faits qui plaident en faveur de l'origine végétale. A ces faits, Dastre et Floresco ont ajouté une expérience décisive. Un grand nombre d'Escargots (une centaine environ) ne furent nourris pendant une année qu'avec des aliments dépourvus de chlorophylle. Au bout de ce laps de temps on ne retrouve plus de pigments chlorophylloïdes dans le foie. Les auteurs conclurent que : « La chlorophylle hépatique n'est pas un produit animal fabriqué par le foie, c'est une chlorophylle végétale, venant des aliments, fixée seulement et conservée d'une façon remarquable dans le tissu hépatique. » Toutefois, ils font la réserve suivante : « La disparition du pigment chlorophylloïde s'accompagne d'une diminution très sensible du pigment choléchrome, comme si l'association de ces deux pigments n'était pas purement accidentelle, mais, au contraire, fondée sur des raisons chimiques et physiologiques. » (Dastre [99].)

On a longtemps confondu le pigment vert des *Huîtres* avec la chlorophylle. La présence dans les bassins où l'on élève ces Huîtres d'une Algue verte (*Navicula ostrearia*) avait fait accréditer cette opinion (Gaillon [20], Valenciennes [41], Puységur [80], Ray Lankester [85], etc.). Malgré les analyses que Coste [61] fit faire à Berthelot, établissant « qu'il n'y a aucun rapport de composition entre le vert des Huîtres et la chlorophylle des plantes, ainsi qu'avec les diverses autres matières colorantes connues tant des animaux que des végétaux (1) », la première opinion n'en persista pas moins jusqu'à nos jours. Carazzi [96] s'est

(1) Ces résultats ont été confirmés de nos jours par les analyses de Chatin et Muntz [94].

élevé avec vigueur contre cette manière de voir dans un travail très détaillé, où il a étudié l'origine, le siège et l'évolution de ce pigment. Il a montré que le pigment vert de l'Huître ou *marennine* est un pigment propre, fabriqué par le protoplasme de la cellule épithéliale cylindrique de l'intestin, des palpes, de la branchie (surtout ce dernier) et du manteau, et qu'il est transporté par les amibocytes au foie où il est profondément modifié. Quant au verdissement normal, il ne dépend pas d'une altération hépatique (Ryder [**82**, **92**], Boyce et Herdmann [**97**]), mais bien comme l'avait déjà dit Coste de la nature du fond des bassins dans lesquels sont élevées les Huîtres. « C'est du moins ce que tendent à établir, d'une part, l'analyse comparative des terres prises dans les claires qui verdissent et dans celles qui n'ont pas cette propriété, et de l'autre, les expériences de la commission de pisciculture de La Rochelle. Ces expériences prouvent que les marnes bleues verdâtres ont, comme le territoire de Marennes, et au même degré, la propriété de colorer les Huîtres; en sorte que, d'après les résultats que cette commission a obtenus dans les bassins artificiels où elle poursuit ses essais, on serait en droit de conclure que, partout où l'on pourra organiser, sur nos côtes, des réservoirs argileux semblables à ceux dont je parle, on réussira à créer la même industrie que sur le littoral de l'anse de la Seudre. » (Coste [**61**], p. 118-120.) La matière verte n'existe donc pas préformée dans le milieu extérieur, mais elle est formée aux dépens des éléments de ce milieu, la présence du fer étant nécessaire pour son élaboration. Mais il est d'autres pigments semblables à la marennine (pigments jaunes et bruns) dans la composition desquels entre également le fer (certaines Huîtres de la Spezia). Le pigment vert de l'Huître, ou marennine (1), ne rentre

(1) Il ne faut pas confondre la pigmentation verte normale de l'Huître avec la teinte gris verdâtre que présentent certaines Huîtres (*pale greeness*) et qui est due à une altération pathologique, sur laquelle j'aurai d'ailleurs l'occasion de revenir.

donc pas, suivant une opinion trop généralement répandue, dans la catégorie des pigments chlorophylloïdes. C'est un pigment propre élaboré par l'Huître.

On a pourtant observé chez les Huîtres certaines colorations anormales dues à des pigments extrinsèques. C'est ainsi que les Huîtres du bassin d'Arcachon présentèrent, à la suite d'une période de sécheresse prolongée, une coloration violacée. Descouts [**77**] reconnut que cette coloration était due à la présence, dans les parcs d'élevage, d'une petite algue appartenant à la famille des Rhodospermées ou Floridées, la *Rythiphlœa tinctoria* d'Agarth. Les spores ingérées en grande quantité par les Huîtres sont conservées plus ou moins modifiées dans le manteau et les branchies qu'elles colorent fortement.

Le champ des chlorophylles animales se restreint donc de plus en plus. Il semble que, le plus souvent, du moins chez les Invertébrés les plus élevés en organisation, le pigment vert soit d'origine alimentaire et doive rentrer par conséquent dans la catégorie des pigments introduits.

DIVERS ÉTATS DU PIGMENT

Le pigment peut se présenter dans l'organisme sous plusieurs états :

1° A l'état dissous. Il colore les tissus par imprégnation à la manière des teintures ;

2° Sous forme de granulations ou *granules pigmentaires* (animaux), et *chromoleucites* (végétaux). Le pigment est dans dans ce cas localisé dans de petits corps constitués par une substance fondamentale organique.

Le granule pigmentaire, à son tour, est : libre dans les tissus et les humeurs (*granules pigmentaires extracellulaires*), ou inclus dans les cellules (*granules pigmentaires intracellulaires*). Les éléments dans lesquels sont inclus les granules pigmentaires peuvent être quelconques ou plus spécialement en rapport avec la fonction chroma-

tique. On leur donne, dans ce dernier cas, le nom de *chromoblastes* ou *cellules pigmentaires*.

Pigment dissous.

Les pigments dissous constituent des teintures naturelles diffuses. Ils sont de colorations très variées et appartiennent à toutes les classes de pigments. Les lipochromes, peut-être à cause de leur facile solubilité, en offrent de plus nombreux exemples que les mélanines. Ainsi la teinte bleue diffuse qui s'observe chez les Crustacés (*Palémon*) autour des chromoblastes est due au lipochrome rouge uni à des bases organiques. De même, les belles bandes jaunes des nageoires du *Callionyme lyre* (Poisson) qui alternent avec des bandes bleues sont colorées par un lipochrome jaune à l'état dissous. Chez d'autres Poissons, cette teinture se généralise ; le pigment imprégne non seulement les téguments et les tissus sous-jacents, mais aussi les muscles et les viscères ; la teinte bleuâtre du Scorpène (*Cottus Scorpio*) s'étend en outre des téguments aux muscles, aux os et aux liquides mêmes de l'économie. Ces pigments se répartissent parfois non pas suivant des systèmes déterminés de tissus, mais suivant les rapports que les diverses parties du corps affectent avec le milieu extérieur. C'est ainsi que chez l'*Esox Belone*, le pigment imprègne uniformément tous les tissus et organes de la face dorsale, téguments, muscles, os, et respecte la face ventrale.

Les pigments dissous sont très répandus chez les végétaux, principalement les pigments bleus et violets.

Granule pigmentaire.

Le granule pigmentaire affecte le plus souvent la forme sphérique. On peut observer cette forme, très aisément et sans préparation aucune, dans le mésentère des Tritons où les granules pigmentaires abondent autour des vaisseaux.

On la retrouve dans les granules des diverses régions de l'économie et dans des organismes très éloignés. Mais, par contre, dans le même organisme, le granule peut offrir des formes différentes ; ainsi, chez certains Mammifères et chez l'Homme, tandis que le pigment choroïdien est complètement sphérique, le pigment rétinien se présente sous la forme de bâtonnets allongés et effilés à leur extrémité. La forme sphérique est cependant de beaucoup la plus commune. C'est là une tendance générale de tous les éléments solides en suspension dans les liquides de l'économie (globules, cellules, noyaux, etc.). Il est probable que cette symétrie, par rapport à un point, résulte de l'égalité des forces qui s'exercent dans tous les sens sur ces éléments.

Les dimensions des granules pigmentaires sont très variables. Elles varient d'individus à individus ; chez les bruns, par exemple, elles sont plus volumineuses que chez les blonds, mais moins que chez les noirs. Chez le même sujet, on observe le plus souvent des granules très inégaux. Dans la peau de *Pintade* et dans celle de *Rainette*, les granules que j'ai mesurés offrent des dimensions très différentes. J'ai montré plus haut qu'il y avait des granules de deux ordres, réunis d'ailleurs par de nombreux intermédiaires ; les uns très petits, inférieurs au μ, d'autres beaucoup plus gros. Nous avons vu toute l'importance de cette inégalité au point de vue de la coloration. (Voy. p. 281.)

La couleur des granules pigmentaires dépend de celle des pigments qui les imprègnent; toutefois pour un même pigment, la tonalité n'est pas toujours bien uniforme ; certains granules peuvent paraître plus clairs ou plus sombres que des granules voisins.

Carnot [**96**], se basant sur les caractères tirés de la forme et de la couleur, considère le granule pigmentaire comme formé par une substance fondamentale, complexe, unie à la matière colorante, ou à l'état de combinaison en proportions variables. La lenteur avec laquelle s'opèrent les réac-

tions chimiques est un argument que l'on peut faire valoir en faveur de cette opinion.

D'après les recherches de Fischel [96], les granules apparaissent d'abord avec une teinte claire dans la cellule pigmentaire, puis ils foncent à mesure que la cellule grandit et se ramifie. Bataillon [91], qui a étudié la formation du pigment de l'œuf des Batraciens, fait dériver les granules pigmentaires directement de la chromatine du noyau. On voit se détacher de ce dernier des corps filamenteux se divisant en deux sortes de bourgeons : des *bourgeons latéraux* qui se transforment en corps vitellins et des *bourgeons terminaux* qui deviennent des *granules pigmentaires*. De semblables *émissions chromatiques* se produiraient dans les tissus au moment de la métamorphose. Dans d'autres cas, le pigment précéderait le granule. C'est ainsi que, d'après Carnot [96], les granules pigmentaires de la Grenouille peuvent se colorer brusquement.

Le granule pigmentaire, d'une manière générale, aurait donc un mode de formation analogue à celui des chromoleucites des végétaux. Chez ces derniers, on voit d'abord, en effet, des *leucites* ou granules incolores se transformer en *chromoleucites* en s'imprégnant de pigments de diverses couleurs (rouges, jaunes, bleus, violets, etc.) ou de chlorophylle (*chloroleucites*).

Les granules pigmentaires présentent des mouvements sur la nature desquels on n'est pas encore bien fixé. Ces mouvements ont été observés par Girod [81] dans la poche du noir des *Céphalopodes*, par M. Giard [72-73] chez les *Ascidies*, par Carnot [96] chez les *Vertébrés* et Pison [99] chez les *Botryllidés*.

Les recherches en vue d'expliquer la nature de ces mouvements sont encore peu nombreuses. Carnot a remarqué que le chloroforme en très petite quantité faisait cesser ces mouvements, et qu'une température élevée ne pouvait les arrêter. Portés, en effet, à une température de 120° à l'autoclave, pendant un quart d'heure, les granules continuent à se mouvoir. Carnot considère ces mouvements comme de

simples mouvements browniens (1). D'après une hypothèse émise récemment par Bohn [01], sur laquelle j'aurai à revenir au cours de ce travail, le granule pigmentaire constituerait une individualité biologique : « ce serait un granule *vivant chromogène* » présentant, entre autres propriétés inhérentes à la vie, le mouvement.

Les mouvements des granules n'ont, en réalité, avec les mouvements des êtres vivants, qu'une ressemblance très superficielle. Je ne saurai mieux faire d'ailleurs que de citer l'opinion du physicien G. Gouy, qui s'est occupé spécialement des mouvements browniens.

(1) Les mouvements browniens, du nom du botaniste Brown, qui les a signalés le premier en 1827, s'observent dans les préparations où des particules solides, organiques ou autres, restent en suspension dans un liquide, sans se disposer sur les parois ou s'agréger en flocons. Dans une préparation d'encre de Chine délayée dans l'eau, examinée à un fort grossissement, on peut voir les particules animées de mouvements de translation et de rotation, irréguliers et comme soumis à une sorte de trépidation parfois d'assez grande amplitude. Voici l'opinion de Gouy sur la nature de ces mouvements :

« Je ne crois pas qu'après une observation attentive on puisse mettre en doute qu'il s'agit là, non d'effets accidentels dus aux courants, aux vibrations ou aux différences de température, mais bien d'un phénomène normal, se produisant à température constante, et dû à la constitution des liquides. En effet, le phénomène paraît absolument régulier dans son ensemble ; il se montre *toujours*, tant que les particules restent en suspension, et persiste indéfiniment lorsqu'elles sont assez ténues pour ne pas se déposer. D'autre part, l'existence du même mouvement pour les particules gazeuses liquides ou solides montre évidemment que ces bulles ou ces particules ne jouent pas un rôle essentiel dans le mouvement, mais mettent seulement en évidence l'agitation interne du liquide. Le mouvement brownien nous montre donc, non pas assurément les mouvements des molécules, mais quelque chose qui y tient de fort près, et nous fournit une preuve directe et visible de l'exactitude des hypothèses actuelles sur la nature de la chaleur. » L'auteur ajoute : « Je n'entends pas dire par là que le mouvement brownien est produit directement par les mouvements non coordonnés des molécules qu'on regarde souvent comme constituant le mouvement calorifique. Il semble en effet que, dans cette hypothèse, il ne devrait se produire que pour les particules beaucoup plus petites et comparables aux intervalles moléculaires. Mais on peut concevoir que les mouvements moléculaires dans les liquides soient en partie coordonnés, pour des espaces comparables à un micron, sans cesser d'être entièrement indépendants pour des distances plus grandes ou bien inférieures aux dimensions des appareils que nous pouvons réaliser. L'existence du mouvement brownien paraît montrer qu'il se passe en réalité quelque chose d'analogue. » (Gouy [88].)

« Les mouvements des êtres vivants, quelque rudimentaire que soit leur organisation, montrent une tendance déterminée vers un but, une direction propre qui suffit à leur donner un caractère spécial. Le mouvement brownien, au contraire, paraît gouverné par le seul hasard ; c'est une suite de petites impulsions, orientées dans tous les sens indifféremment, une sorte de trépidation sur place qui, pour un observateur exercé, se distingue à première vue des mouvements propres aux êtres vivants.

« Est-il nécessaire de dire que ce mouvement brownien peut, dès lors, être attribué à des êtres vivants, trop petits pour être visibles avec les plus puissants microscopes, qui, dans leur agitation incessante, mettraient en mouvement les particules visibles que nous observons? Une pareille hypothèse est détruite par ce fait que le phénomène se produit dans les liquides où aucun être vivant ne saurait exister. Les substances les plus toxiques, les acides ou les alcalis les plus énergiques, n'arrêtent nullement le mouvement brownien; les températures élevées, qui détruisent toute vie, l'accélèrent au lieu de l'arrêter. C'est donc bien un mouvement propre à la matière inorganique. » (Gouy [95].) L'action du chloroforme sur les mouvements des granules ne saurait donc être mise sur le compte de ses propriétés anesthésiques. Les mouvements browniens, qui sont indépendants de la nature des particules, *peuvent être d'ailleurs arrêtés par l'addition de certains liquides*, *l'acide sulfureux*, *par exemple*, *en quantité très petite* (1 p. 1000, Stanley Jevons). L'action du chloroforme produit un phénomène de même ordre. Les mouvements des granules pigmentaires ne sauraient donc être regardés comme des mouvements propres à la vie.

En outre de ces mouvements, les granules pigmentaires présentent dans les cellules qui les renferment des déplacements qui ne doivent pas être confondus avec ces derniers, et sur lesquels je reviendrai plus loin.

Cellule pigmentaire.

Le granule pigmentaire peut être inclus dans des cellules variées, conjonctives ou épithéliales. Mais on doit réserver le terme de *chromoblaste* ou de *cellule pigmentaire* à certains éléments différenciés, en rapport avec le système nerveux, et susceptibles de présenter des modifications entraînant des changements dans la coloration. La distinction entre ces deux sortes d'éléments ne saurait d'ailleurs être bien tranchée, car on observe entre eux de nombreux termes de passage.

Les *chromoblastes* se présentent comme des éléments de forme le plus souvent ramifiée, contenant un noyau et des granulations pigmentaires éparses dans le protoplasme. Ces organites sont très répandus dans le derme des Poissons et des Batraciens chez lesquels on peut facilement les observer (dans les nageoires, les écailles, la queue du Têtard, la membrane interdigitale de la Grenouille, etc.), et dans l'hypoderme des Crustacés, etc. Ils offrent une grande variété de forme et de structure, mais tous peuvent se ramener à la forme générale décrite. Les chromoblastes sont doués de mouvements qui leur permettent de s'étaler ou de se contracter et d'émettre sur leur périphérie des expansions protoplasmiques à l'aide desquelles ils peuvent, suivant les circonstances, modifier la coloration des téguments. Ils constituent un appareil pigmentaire d'autant plus différencié que les changements de coloration sont plus rapides. Chez les Reptiles (*Caméléon, Galeote versicolor*) et les Céphalopodes (*Seiche*, *Poulpe*, etc.) la différenciation de cet appareil est poussée au degré le plus élevé.

Parfois les cellules pigmentaires semblent n'être que des phagocytes ordinaires chargés de granules pigmentaires. Ces éléments n'ont plus de rapport avec le système nerveux, du moins à l'état normal, et ne produisent pas de changements de coloration semblables à ceux des véritables cel-

lules pigmentaires. Ils s'observent chez les êtres à coloration fixe. Tels sont les éléments ramifiés du derme des Mammifères ou *mélanoblastes* (Voy. fig. 15). Ces éléments insinuent leurs longs prolongements entre les cellules de la basale de l'épiderme avec lesquelles s'effectuent des échanges pigmentaires. Ils ne sauraient être comparés aux chromoblastes des Vertébrés inférieurs.

Enfin, les cellules épidermiques, parfois colorées, de l'Homme et des Mammifères offrent un exemple de cellules à pigmentation facultative. Cette pigmentation épidermique dont sont presque complètement dépourvus les Vertébrés inférieurs, est aussi développée chez les Mammifères que la pigmentation dermique.

Propriétés de la cellule pigmentée. Greffes pigmentées. — Des faits d'observation et les recherches expérimentales sur les greffes cutanées ont montré que les cellules pigmentées ont une vitalité plus grande que les éléments de même nature, dépourvus de toute pigmentation.

C'est ainsi que la dépigmentation des cheveux est un signe de diminution de leur vitalité ; on sait qu'elle fait partie du cortège symptomatique précurseur de l'atrophie sénile. Les albinos, caractérisés par la perte totale du pigment, sont des dégénérés. D'autre part, l'apparition du pigment dans les tumeurs coïncide toujours avec un accroissement de leur malignité.

Mais ce sont surtout les recherches expérimentales sur les greffes cutanées qui ont mis en évidence la grande vitalité de la cellule pigmentée.

Les recherches, encore peu nombreuses, faites sur les greffes de tissus plus ou moins pigmentés, ont montré, en effet, que leur évolution était fonction de leur teneur en pigment, en même temps que du degré de pigmentation du terrain sur lequel était faite la transplantation.

Maurel [96], qui a opéré de nombreuses greffes chez l'Homme, dans un but thérapeutique, et sur des sujets de

races colorées, a constaté que pour obtenir une greffe dermo-épidermique pigmentée, il fallait qu'elle fût prise sur un sujet de couleur et transportée sur un sujet également pigmenté. Les greffes prélevées sur des blancs et transportées sur des sujets colorés conservent leur couleur blanche si la cicatrice est assez large ; dans le *cas contraire, elles sont envahies par la pigmentation.* Quant aux greffes d'Ollier-Thiersch faites par Karg [**88**] de nègre à blanc et inversement, elles n'ont donné rien de particulier ; toutes, en effet, se sont résorbées.

Dans leurs recherches expérimentales, Carnot et Deflandre [**96**] se sont adressés au Cobaye, animal dont le pelage a une pigmentation très variée. Ils ont trouvé que chez le Cobaye albinos les greffes se résorbent assez rapidement, tandis que chez les animaux bigarrés, les greffes noires persistent. Mais tandis que les greffes épidermiques pigmentées (composées d'un très petit nombre de cellules) s'étendent très rapidement sur fond blanc, les greffes blanches sur fond noir échouent, et quand elles prennent leur rétrocession est rapide. Si la greffe est de dimensions assez grandes, le centre reste blanc, mais le *noir envahit progressivement la surface blanche* qui bientôt même ne se distingue plus. D'où cette conclusion que la vitalité des cellules pigmentées est plus considérable que celle des cellules non pigmentées.

Enfin Lœb [**97**] a observé qu'une greffe blanche transplantée sur un terrain pigmenté ne se maintient que quelques jours, le fragment est ensuite expulsé par suite de la régénération de l'épiderme au-dessous ; la greffe pigmentée sur terrain décoloré persiste et la *pigmentation peut même envahir sur une certaine étendue la région blanche voisine.*

J'ai pu (Dieulafé et Mandoul [**02**]), également par des procédés analogues, mais d'une manière un peu différente, mettre en évidence la vitalité particulière de la cellule pigmentée. Les animaux choisis comme sujets d'expérience étaient le Cobaye et la Grenouille et les procédés employés consistaient en : 1° transplantation de lambeaux cutanés, et

2° greffes dermo-épidermiques d'Ollier-Thiersch. Les lambeaux excisés étaient d'assez grandes dimensions (1) (de 1 à 4 centimètres carrés environ). Ces procédés diffèrent de ceux employés par Carnot et Deflandre, par la grande quantité de cellules épidermiques transplantées. Les résultats ont été les suivants :

1° *Greffes de lambeaux cutanés sur le même sujet* (Cobaye) (2). — *a*) Blanc sur noir : cicatrisation complète après la chute du lambeau ; *b*) Noir sur blanc : le lambeau adhère un peu plus longtemps (de trente-six à quarante-huit heures) que le lambeau blanc ; cicatrisation complète au moment de la chute.

2° *Greffes dermo-épidermiques* (d'Ollier-Thiersch) *sur des sujets différents, mais de même espèce* (Cobaye). — *a*) Blanc sur noir : résorption du lambeau avant la cicatrisation complète ; *b*) Noir sur blanc : cicatrisation complète au moment où s'élimine le lambeau.

3° *Greffes de lambeaux cutanés sur des espèces différentes* (Cobaye et Grenouille). — *a*) Grenouille sur Cobaye : cicatrisation complète après la chute du lambeau ; *b*) Cobaye sur Grenouille : mortification du lambeau, pas de cicatrisation au-dessous. Sujet resté longtemps en bon état.

L'évolution des greffes est la même dans tous les cas. On peut la diviser en trois périodes :

1° Adhérence du lambeau à la plaie sous-jacente ;

2° Dessèchement du lambeau, décollement et chute ;

3° Achèvement de la cicatrisation et remplissage de la perte de substance.

La différence la plus nette que l'on observe entre les greffes pigmentées et non pigmentées consiste dans la durée

(1) Nous avons pris de grands lambeaux, dans le but de créer de vastes pertes de substance et de pouvoir suivre, pendant un temps assez long, le processus de réparation, évitant ainsi les causes d'erreur qui peuvent résulter du transport de très petits fragments.

(2) Les greffes réussissent très bien chez le Cobaye et sans grandes précautions antiseptiques, contrairement à ce qui se passe chez l'Homme, où elles échouent souvent.

de la troisième période. En effet, avec les lambeaux noirs greffés sur des régions blanches de Cobayes bigarrés, la cicatrisation est complète lorsque se produit la chute du lambeau. Il ne reste plus à s'effectuer qu'un processus d'hyperplasie pour combler la perte de substance. Les lambeaux noirs greffés sur de la peau blanche *adhèrent un peu plus longtemps que les lambeaux blancs greffés sur une région noire*. La vitalité plus grande du lambeau noir se manifeste donc, dans ces expériences, d'une manière évidente, mais elle n'apparaît que dans les processus de cicatrisation qui sont plus actifs au niveau de la région en contact avec la greffe pigmentée. C'est peut-être même à sa riche pigmentation que la peau de Grenouille doit ses succès dans toutes les tentatives de greffes connues en chirurgie. On peut rapprocher ces résultats de ceux obtenus par Carnot et Deflandre qui montrent la vitalité plus grande, spécialisée, de chaque cellule pigmentée.

Je n'ai pas observé que la coloration du lambeau greffé ait une influence sur la coloration de la région où a eu lieu la greffe; mais il est bon de faire remarquer que les lambeaux excisés étaient de grandes dimensions (résultats conformes à ceux de Maurel). Et si, au point de vue de cette influence, ces résultats ne concordent pas avec ceux de Carnot et Deflandre, on doit l'attribuer aux dimensions et à la qualité des lambeaux. D'ailleurs les insuccès de greffes chez les albinos paraissent prouver que la coloration de la région où a lieu la greffe réside plutôt dans une aptitude du porteur à fabriquer du pigment (1), en un point traumatisé, qu'à l'envahissement véritable de la région par les pigments transplantés; la chirurgie nous en fournit des exemples nombreux et fréquents, tels que pigmentation consécutive aux cicatrices, furoncles, brûlures, à l'applications de vésicatoires, etc.

(1) Nous verrons que l'aptitude pigmentogène de la cellule épidermique peut être notablement augmentée par l'état cholémique consécutif aux altérations du foie (cholémie familiale) comme l'ont montré les nombreux travaux de MM. A. Gilbert et P. Lereboullet.

CHAPITRE IV

COLORATIONS PATHOLOGIQUES

On observe, au cours de divers états pathologiques, des phénomènes de colorations variées. Il me paraît indispensable, dans cette étude générale, de dresser un tableau succinct, mais toutefois suffisamment explicite de ces colorations. Elles sont propres à éclairer, dans une certaine mesure, le mécanisme et la signification des couleurs que nous qualifions de normales. J'aurai, en effet, l'occasion de montrer que l'on peut établir des rapprochements intéressants entre les colorations normales et les colorations pathologiques.

Les *colorations pathologiques* sont celles qui se produisent en dehors des conditions normales. Elles peuvent avoir des causes variables; aussi se présentent-elles sous des aspects très divers : 1° il en est, en effet, qui résultent d'une *simple disproportion* dans le nombre des éléments normaux : 2° d'autres offrent des variations *qualitatives*; 3° certaines, enfin, proviennent d'éléments venus *tout formés de l'extérieur* qui se surajoutent aux précédents pour modifier la coloration primitive.

Il est assez difficile de grouper méthodiquement tous les cas de coloration pathologique. Toutefois, en séparant les cas qui se rattachent aux causes provenant du dehors et ceux dont les causes sont inhérentes à l'organisme, il est possible d'établir une première division qui peut fournir une base pour leur classement. Les colorations de causes externes comprennent toutes celles qui sont déterminées par la présence de matières colorantes étrangères à l'organisme, venues *préformées* du dehors, et qui se sont déposées en nature dans la peau, en gardant leurs caractères primitifs. Je les désignerai sous le nom de *colorations à pigments extrinsèques ou préformés*. Les colorations de causes internes

Tableau des principales colorations pathologiques.

Colorations pathologiques à :	A. Pigments extrinsèques ou préformés, de nature très variable..		Acquises..	Par effraction.....		*Tatouages* (accidentels, professionnels, ornementaux, etc.). *Dermatoses parasitaires*. Ex. : Pityriasis versicolor (taches café au lait), Érythrasma (taches jaunâtres), Caratès (taches noires, rouges, bleues et blanches).
				Par ingestion.....		*Argyrie* (dépôts d'argent consécutifs à la médication argentique).
	B. Pigments intrinsèques ou élaborés par l'organisme.	I. Pigments biliaires	Congénit..	Par diffusion des pigments biliaires.		*Cholémie familiale.*
			Acquises..	Par diffusion des pigments biliaires.		*Ictère ou jaunisse.*
		II. Pigment sanguin (hémoglobine). — Vasculaires...	Congénitales.	(Difformités vasculaires). Dilatation et néoformation vasculaire.....		*Nævi vasculaires.*
			Acquises.	Par dilatation vasculaire.....	simple.....	*Télangiectasies* (Ex. : couperose, congestions).
					inflammatoire.	*Exanthèmes* (Ex. : roséoles, érythèmes).
				Par rupture vasculaire.....	(hémorragies cutanées)...	*Purpuras.*
		Sanguines.....	Congénitales ou acquises.....		Par excès.....	*Cyanoses. Maladie bleue.*
			Acquises		Par défaut....	*Anémies.*
		III. Pigments mélaniques. — 1° Pigments mélaniques dérivés de l'hémoglobine.	Acquises.	A pigment ocre. Transformation pigmentaire incomplète de l'hémoglobine ; pigment ferrugineux.....		*Mélanodermies* des extravasats sanguins du diabète bronzé, etc.
				A pigment palustre. Transf. pigmentaire complète de l'hémoglobine par parasite ; pigm. non ferrugineux...		*Mélanodermie palustre.*
		2° Pigment mélanique normal.	Congénitales.	Par excès.	Diffuses.	*Nigritie.*
					Circonscrites	*Nævi pigmentaires lisses.*
				Par défaut.	Diffuses	*Albinisme total.*
					Circonscrites	*Albinisme partiel.*
			Acquises.	*a*) De causes internes.	Biliaire (cholémie)....	*Ictère noir.* Mélanodermie biliaire.
					Nerveuse.....	*Mélanodermie addisonienne. Vitiligo.*
					Toxique ou médicamenteuse.....	*Mélanodermie arsenicale. Taches érythémato-pigmentées* de l'antipyrine.
				b) De causes externes par agents irritants.	Mécaniques.....	*Mélanod. par frottement* (corsets, bandages, etc.).
					Physiques	*Hâle. Pigmentation des érythèmes solaires, calorifiques*, etc.
					Chimiques.....	*Mélanod. dues aux caustiques, révulsifs*, etc.
					Parasitaires.....	*Mélanod. phtiriasique* (malad. des vagabonds).

correspondent à celles qui proviennent des pigments *élaborés dans l'organisme*, fabriqués de toute pièce par ce dernier. Je leur donnerai le nom de *colorations à pigments intrinsèques ou élaborés*.

A. — Colorations à pigments extrinsèques.

Les *colorations à pigments extrinsèques* ou *préformés* forment un ensemble assez disparate, la nature de la matière colorante introduite, le mode de pénétration et les agents qui la produisent étant éminemment variables.

D'après le mode de pénétration de ces pigments, on peut distinguer deux sortes de colorations : 1° celles dans lesquelles la matière colorante arrive directement sur les téguments et pénètre dans ces derniers *par effraction* ; 2° celles qui empruntent la voie digestive et traversent tout l'organisme pour venir se déposer dans la peau ; c'est le procédé *par ingestion*.

I. — Colorations a pigments extrinsèques pénétrant par effraction.

Tatouages. — Les corps les plus divers peuvent pénétrer par effraction dans les téguments. C'est ainsi que dans les blessures par armes à feu, faites à bout portant, de petites parcelles de charbon ou de poudre non consumée s'incrustent dans la peau où elles sont tolérées et jouent le rôle d'agents colorants. De même, dans certaines professions (mineurs, charbonniers, forgerons, tailleurs de grès, brunisseurs, ouvriers sur métaux), les parties du corps les plus exposées, portent de petites enclaves provenant des substances et des outils qu'ils manipulent. Ces incrustations constituent de véritables tatouages, accidentels, professionnels ou autres, comparables aux tatouages ornementaux que certains sujets tracent sur leurs corps dans un but esthétique. Les tatouages s'observent en Europe, de préférence

dans certaines professions (marins, militaires, ouvriers, etc.) et chez divers peuples (Nègres, Arabes, etc.), à l'état de coutume générale. On sait que cette pratique consiste à introduire profondément, dans le derme, des particules d'une substance colorante telle que le noir de fumée, l'encre de Chine, l'indigo, le carmin, le vermillon, le minium, l'ocre rouge, le curcuma, etc. ; les deux premières sont le plus communément employées. Les dessins tracés au pinceau ou à la plume sont fixés, d'une manière indélébile, par des piqûres profondes, pratiquées à l'aide de jeux d'aiguilles de différentes grosseurs qui ouvrent un chemin à la matière colorante.

Nous avons vu (Voy. p. 284) que la couleur du tatouage dépend, en premier lieu, de la teinte de la matière colorante employée, et, en second lieu, des dimensions des particules. C'est ainsi que, lorsque la teinte de la matière colorante est noire et que les particules sont très ténues, la coloration à la lumière diffuse paraît bleuâtre. Lorsque la substance, au contraire, a une couleur propre, c'est cette dernière qui domine.

Dermatoses parasitaires. — Les colorations de quelques affections cutanées sont liées à la présence de parasites végétaux appartenant au groupe des Champignons et siégeant dans l'épiderme. La pullulation de ces parasites donne une apparence de pigmentation rappelant assez bien celle des mélanodermies proprement dites ou de causes internes.

A cette catégorie appartiennent : les taches de couleur café au lait du *pityriasis versicolor* dues au *microsporon furfur* ; les plaques jaunâtres de l'*erythrasma* provoquées par le *microsporon minutissimum* qui affectionne particulièrement les plis de flexion, et les taches diversement colorées (noires, rouges, bleues et blanches), des *caratès*, dermatoses spéciales à l'Amérique centrale, occasionnées par des Champignons parasites, probablement voisins des *Aspergillus*. Les caratès sont remarquables par la diversité de coloration des taches, qui dessinent à la surface du corps des Indiens, qui en sont affectés, des bariolages variés du plus bizarre effet.

II. — Colorations a pigments extrinsèques pénétrant par ingestion.

Argyrie. — Les corps qui pénètrent par ingestion dans l'organisme se déposent rarement en nature dans les téguments. Ils subissent presque toujours de profondes modifications, et s'ils sont une cause de pigmentation, ils ne constituent pas par eux-mêmes l'élément pigmentaire. On peut citer toutefois comme faisant exception à cette règle les dépôts sous-épidermiques d'argent réduit consécutifs à la médication argentique. Ces dépôts apparaissent chez les malades traités depuis longtemps par le nitrate d'argent, sous forme de taches d'une teinte ardoisée. Les argentiers présentent également des taches de même nature (Lewin, Blaschko). Ces phénomènes constituent l'*Argyrie*.

B. — Colorations à pigments intrinsèques.

I. — Colorations biliaires.

Les pigments biliaires (*bilirubine*, *biliverdine*, etc.) appartiennent en propre à la bile à laquelle ils donnent sa couleur caractéristique. Mais lorsqu'un obstacle s'oppose au libre écoulement de la bile ou lorsque cette dernière est sécrétée en trop grande quantité, il se produit une résorption de ces pigments. Transportés par le torrent circulatoire (*cholémie*), ils vont se déposer dans les tissus et notamment dans le corps muqueux de Malpighi, qu'ils colorent en jaune. Les travaux récents de A. Gilbert et P. Lereboullet [**01-02**] ont montré que cet état cholémique est très fréquent, héréditaire, et qu'il se présente avec un caractère familial qui en est un des traits fondamentaux. De là le nom de *cholémie familiale* donné à cet état. La cholémie familiale est la manifestation d'une affection chronique des voies biliaires. Entre autres caractères par lesquels se traduit cette maladie ou plus

exactement ce tempérament, on note une coloration légèrement jaunâtre des téguments qui fait dire volontiers de ces sujets qu'ils ont le *teint bilieux*.

Cet état, comme toutes les affections de la famille biliaire, est susceptible de se présenter à un degré plus élevé avec une teinte particulièrement intense, généralisée à l'ensemble des téguments et traduisant ainsi l'abondance extrême des pigments résorbés. C'est l'*ictère* ou *jaunisse*. La coloration de la peau dans cet état s'étend du jaune le plus pâle (*teint subictérique*) au jaune le plus foncé (*teint ictérique*) en passant par la teinte verdâtre (particulièrement dans les ictères chroniques).

II. — Colorations sanguines.

Le pigment sanguin (*hémoglobine*) qui contribue, à des degrés divers, à la coloration normale de la peau, est susceptible de présenter des modifications en quantité et en qualité constituant de véritables colorations pathologiques. Ces modifications peuvent provenir de l'état de l'appareil vasculaire dans lequel circule le sang, ou de l'état de ce dernier.

Taches vasculaires. — A l'état physiologique, on observe des variations de coloration correspondant aux mouvements de contraction ou de dilatation des capillaires cutanés. Ces changements sont provoqués par l'action des agents extérieurs ou par des sensations internes. Mais ces modifications essentiellement passagères ne sont liées à aucune lésion organique. Ce sont de purs phénomènes vasomoteurs.

Les affections vasculaires s'accompagnant de dilatation aboutissent à la formation de taches circonscrites caractérisées par leur coloration. Elles peuvent résulter de malformations primitives de l'appareil circulatoire liées à un trouble d'évolution, ou de perturbations accidentelles survenant aux diverses périodes de la vie. Il est donc permis

de distinguer entre les lésions primitives ou congénitales et les lésions secondairement acquises.

Taches vasculaires, congénitales. Nævi vasculaires. — Les malformations congénitales vasculaires rentrent dans le grand groupe des *nævi* ou *difformités cutanées circonscrites* (Brocq). Ces malformations peuvent intéresser tous les éléments de la peau, en particulier les capillaires cutanés et former, dans ce cas, des *nævi vasculaires*, les seuls qui nous intéressent à cette place. Les nævi vasculaires sont constitués par des dilatations et des néoformations de capillaires cutanés ; ils se présentent sous forme de taches circonscrites, de couleur lie de vin.

Taches vasculaires acquises. — Les taches vasculaires acquises correspondent à un développement exagéré et permanent des capillaires cutanés ne se rattachant à aucun trouble d'évolution.

Celles qui correspondent à de simples dilatations vasculaires constituent le groupe des *télangiectasies*, dont la couperose en offre un exemple connu. Dans les affections cardio-vasculaires, et surtout dans l'asystolie qui en est la période ultime, on voit apparaître, de préférence à la face et aux extrémités de véritables télangiectasies cutanées.

Lorsque le processus hyperémique est de nature inflammatoire, la dilatation des vaisseaux papillaires s'accompagne parfois d'exsudation et de prolifération embryonnaire. Les taches qui traduisent cette congestion des papilles dermiques, sans saillie notable à la surface de la peau, se rattachent aux *exanthèmes*. A ce groupe appartiennent les *érythèmes* (érythème solaire, engelures, etc.) et les éruptions caractéristiques de quelques affections contagieuses (roséoles de la rougeole, de la syphilis, taches rosées de la fièvre typhoïde ; érythème de la scarlatine, etc.).

A un degré plus avancé, il se produit une rupture des capillaires cutanés et des extravasations sanguines consécutives. Ces hémorragies cutanées ou *purpuras* forment des taches d'un rouge vif, de dimensions variables, ne s'effa-

çant pas sous la pression du doigt comme les taches précédemment décrites.

Colorations sanguines proprement dites. — Les colorations sanguines proprement dites résultent le plus souvent de modifications qualitatives du sang. Elles s'observent dans les altérations de sa fonction respiratoire.

Les troubles circulatoires aboutissant à la stase veineuse (dyspnée, asystolie) se traduisent par une teinte bleuâtre plus ou moins généralisée témoignant d'une oxygénation insuffisante du sang : cet état constitue la *cyanose* ou asphyxie. Il est très fréquent dans les affections cardio-vasculaires (facies mitral).

La cyanose apparaît même comme le caractère dominant de certaines malformations cardiaques ou vasculaires, congénitales ou acquises, désignées sous le nom de *maladies bleues* (persistance du trou de Botal et du canal artériel; rétrécissement de l'artère pulmonaire).

Nous avons vu à quels phénomènes se rattache cette coloration bleuâtre (Voy. p. 284).

Les maladies du sang qui dépendent de l'état des globules rouges ont aussi un retentissement considérable sur la coloration. L'*anémie*, par exemple, qui correspond à une diminution des globules rouges ou à une diminution et une altération de l'hémoglobine se caractérise, entre autres symptômes, par la pâleur de la peau. Elle s'observe dans une foule de cas : dans les hémorragies abondantes ou répétées; au cours des maladies aiguës (rhumatisme); pendant la convalescence des fièvres, dans les maladies chroniques (syphilis, cancer, etc.), dans les intoxications (saturnisme), la chlorose, etc.

III. — Colorations pigmentaires ou dyschromies.

Les colorations dues aux pigments mélaniques, que l'on désigne encore sous le nom de *dyschromies* (1), sont très

(1) Ce terme désigne d'une manière générale tous les troubles pigmentaires (achromies et hyperchromies).

peu connues dans leur étiologie et leur pathogénie. Cette obscurité rend très difficile l'établissement d'une classification naturelle qui doit être basée essentiellement sur ces caractères.

Il semble, néanmoins, que l'on puisse tout d'abord distinguer les dyschromies à pigment ocre et à pigment palustre des autres pigmentations. Ces dyschromies diffèrent en effet des autres troubles pigmentaires, par la qualité de leurs pigments et surtout par leur pathogénie. Elles se rattachent toujours à une destruction des globules rouges et à la transformation pigmentaire consécutive de l'hémoglobine. Leur origine est donc nettement hématique. La présence du fer dans le pigment ocre témoigne d'ailleurs de cette origine. Le pigment palustre qui ne contient pas de fer a un mode de formation absolument spécial. Il est, en effet, élaboré aux dépens de l'hémoglobine des hématies par un parasite, l'hématozoaire de Laveran et se rapproche beaucoup plus que le précédent du pigment mélanique normal, ce qui tient sans doute à une transformation plus complète de l'hémoglobine.

1° *Dyschromies à pigments dérivés de l'hémoglobine.*

Mélanodermies à pigment ocre.

Le pigment ocre (hémosidérine ou rubigine) est caractérisé par la réaction du fer et provient de la transformation pigmentaire de l'hémoglobine. On observe la formation de ce pigment : en premier lieu, dans les stases et les extravasations sanguines (ecchymoses, purpuras, eczéma variqueux, urticaire hémorragique, etc.) et en second lieu, dans les maladies dyscrasiques du sang caractérisées par une dissolution plus ou moins considérable des hématies et la mise en liberté de l'hémoglobine. De ce nombre sont les cirrhoses biliaires, le diabète bronzé, qui s'accompagnent d'une pigmentation ardoisée, généralisée à toute l'étendue de la peau, due au dépôt du pigment ocre dans le derme. Nous

savons que l'on peut reproduire expérimentalement la mélanémie à pigment ocre en injectant le sang d'un animal dans le péritoine d'un autre animal (Quincke et Lapicque).

Mélanodermie palustre.

Cette mélanodermie offre comme nous l'avons vu des caractères spéciaux qui tiennent à la composition chimique de son pigment et surtout à son mode de formation. Élaboré aux dépens de l'hémoglobine par le *Plasmodium malariæ* et rejeté par ce dernier, sous forme de granules pigmentaires, le pigment palustre est englobé par les phagocytes et déposé dans les viscères et dans le derme.

A côté de ce pigment spécial à la malaria, il se développe également du pigment ocre qui infiltre les organes. Ainsi donc, par des mécanismes différents, l'hémoglobine subit une transformation aboutissant à la formation de deux pigments à caractères bien tranchés quoiqu'ayant une origine commune.

On a rapproché de la mélanémie malarique la mélanémie de certaines tumeurs. Mais pour établir une telle parenté, il faudrait avoir au préalable constaté la présence de Sporozoaires dans les mélanomes; or les observations sont loin d'être concluantes à cet égard (1). La ressemblance du pigment des tumeurs mélaniques avec le pigment normal des téguments et de la choroïde établie par la composition chimique (absence du fer) (2) ne constitue pas un caractère suffisant.

2° *Dyschromies à pigment mélanique normal.*

Le pigment de ces dyschromies ne diffère du pigment cutané normal, ni par son siège, ni par sa composition chi-

(1) L'origine parasitaire des tumeurs a été soutenue par de nombreux auteurs : Eiselt, Klencke, Lebert et Wyss, Liouville, Moran et de Queyrat, Bard, etc. Dans cette hypothèse, la formation de la mélanine, comme dans la malaria, se rattacherait au cycle vital des parasites.

(2) Oppenheimer et Carnot ont pu néanmoins, dans certaines préparations, déceler la présence du fer.

mique. Son origine est très probablement autochtone. Ces dyschromies semblent donc résulter de troubles de la pigmentation normale. Elles ne présentent avec celle-ci qu'une simple différence de degrés. Tantôt, en effet, la lésion consiste en une surcharge pigmentaire (dyschromie par excès), il y a *hyperchromie;* tantôt au contraire le pigment est moins abondant qu'à l'état normal ou fait même défaut (dyschromie par défaut), il y a *achromie* ou *leucodermie.* Ces deux états dyschromiques peuvent d'ailleurs se combiner (*vitiligo*).

Parmi ces troubles pigmentaires, les uns résultent d'un trouble évolutif aboutissant à une malformation cutanée, ce sont les dyschromies congénitales ; les autres apparaissent au cours d'états pathologiques variés ; ils constituent les dyschromies acquises.

Dyschromies congénitales.

On doit entendre par dyschromies congénitales, non seulement les troubles pigmentaires qui existent à la naissance, mais aussi ceux de même nature qui apparaissent plus tard, et qui sont également liés à une perturbation dans l'évolution du pigment. Le pigment cutané, dont l'apparition chez l'Homme est relativement tardive (1), peut pécher par excès ou par défaut, et constituer des difformités circonscrites (taches) ou généralisées (colorations diffuses).

Hyperchromies congénitales diffuses. Nigritie. — Il est des sujets qui présentent une pigmentation cutanée plus intense que celle de leurs générateurs. Cette hyperchromie ou mélanodermie généralisée est désignée sous le nom de *Nigritie.* A l'état de simple variation dans la race blanche, elle devient la règle dans les races colorées, dont elle constitue un caractère constant, c'est-à-dire normal.

Hyperchromies congénitales circonscrites. Nævi pigmen-

(1) Dans la race noire, la pigmentation ne se développe que plusieurs jours après la naissance.

taires lisses. — Les hyperchromies congénitales circonscrites rentrent dans le groupe des difformités cutanées ou *nævi* que nous connaissons déjà.

Les *nævi pigmentaires lisses* (1) se présentent sous des aspects variés. Ce sont tantôt de simples taches irrégulières, absolument planes, comme les taches de rousseur et les éphélides, par exemple, si fréquentes sur les parties découvertes (face et mains) des blonds et des roux; tantôt de petites élevures lenticulaires portant des poils anormalement développés, désignées sous le nom de « *lentigo* » ou plus communément de signes et de grains de beauté.

Achromies congénitales diffuses. Albinisme. — L'*albinisme* se traduit par l'absence de pigment mélanique. Le pigment fait défaut, non seulement dans les téguments, mais aussi dans la choroïde. La peau des albinos a un aspect cireux; les poils et les cheveux sont complètement blancs; l'iris est rose et la pupille rouge. Aussi la peau et les yeux de ces sujets sont-ils très sensibles à la lumière. Il existe, d'ailleurs, entre l'albinisme complet et l'état normal de nombreuses transitions, caractérisées par une simple diminution de pigment mélanique. L'albinisme est surtout fréquent dans les races colorées. Il constitue un signe de dégénérescence paraissant résulter souvent d'unions consanguines répétées.

L'albinisme peut se fixer et devenir le point de départ de races particulières (Lapins blancs, Cobayes blancs, Souris blanches, etc.).

Achromies congénitales circonscrites. Albinisme partiel. — L'albinisme partiel est une malformation très rare. On a pourtant rapporté des cas de « Nègres pies » et l'on a pu voir celui de la petite Béatrice « à peau de Léopard », dans les exhibitions du cirque Barnum. Il convient toutefois de faire remarquer qu'il est difficicile de faire la part des cas qui ressortissent au vitiligo et aux léprides achromateuses.

(1) On désigne ainsi les *nævi* qui ne présentent que des troubles pigmentaires.

L'albinisme partiel s'observe plus fréquemment chez les animaux, surtout chez les espèces domestiques (Chevaux pies, Bovidés de race bretonne, Gallinacés, etc.).

Dyschromies congénitales métamériques. — Les dyschromies congénitales se présentent parfois avec une disposition métamérique remarquable. Elles affectent sur le tronc et sur les membres la forme de bandes symétriques normales à l'axe, que l'on qualifie ordinairement de disposition en ceinture, bracelets, etc. Brissaud [**99**] a attiré l'attention sur cette systématisation du pigment et montré ses relations avec les affections nerveuses et l'évolution embryonnaire. Dans les cas de métamérie congénitale, cette systématisation peut être considérée comme le souvenir d'une disposition embryonnaire primitive.

On sait, en effet, que l'organisation des Vertébrés est établie sur un plan uniforme dont la métamérisation, c'est-à-dire la répétition des parties, est l'un des traits caractéristiques. Cette division du corps en parties semblables, placées bout à bout, très accusée chez les Vertébrés inférieurs et les embryons des Vertébrés supérieurs, s'efface de plus en plus à mesure que l'organisation se perfectionne, par suite d'une différenciation de plus en plus grande. La peau, au même titre que les autres organes, n'échapperait pas à cette règle; elle serait divisée primitivement en départements distincts superposables aux segments musculaires sous-jacents. Les phénomènes évolutifs jouiraient dans chaque département cutané d'une certaine indépendance, donnant lieu à des formations différentes dans chacun d'eux. Okamura [**01**] a essayé de préciser les processus embryologiques qui président au développement du pigment normal et d'y rattacher la disposition métamérique qu'il réalise parfois. Élève d'Ehrmann, il admet comme lui l'origine dermique des mélanoblastes. C'est dans le derme des métamères qu'il les a vus se former de chaque côté du squelette axial. Les métamères se divisent en une partie musculaire et une partie conjonctive (Rabl [**97**]). Cette der-

nière, à son tour, se délamine en une couche superficielle et une couche profonde. C'est dans la première, immédiatement au-dessous de l'épiderme qui recouvre les papilles que se formeraient les mélanoblastes. Le développement de cette lame conjonctive étant lié à celui des segments primitifs, on s'explique que le pigment qu'elle renferme subisse le même sort et soit également métamérisé. La métamérisation pigmentaire est donc un phénomène primitif. Si, d'ailleurs, elle persiste chez l'adulte de quelques animaux (Zèbres, Tigres, etc.), elle est purement transitoire dans d'autres espèces (zébrures des jeunes Cerfs, bandes et taches symétriques des jeunes Lions et des Pumas). Quelques-unes de nos races domestiques manifestent une tendance particulière à présenter cette disposition métamérique pigmentaire (*Anes*, Chevaux, Chiens, Chats). Ce caractère aberrant peut se fixer comme dans les espèces sauvages et constituer de nouvelles races (Lapins de race dite hollandaise, Ovidés dont les régions colorées et décolorées sont séparées par des lignes de démarcation dans un plan normal à l'axe du corps).

La race humaine offre aussi de semblables dispositions. Chez les sujets qui la présentent ou sujets bicolores, les régions blanches et noires sont en forme de collier, ceinture, bracelets, mitaines, etc. Hutchinson a décrit, dans son atlas d'illustration clinique, le cas d'un Hindou à pigmentation métamérisée. La petite Béatrice, exhibée au cirque Barnum, présente une systématisation évidente dans la disposition des régions blanches et noires qui se partagent la surface du corps et qui fait penser à une métamérisation du pigment.

La métamérie pigmentaire apparaît donc comme le résultat de la persistance d'un caractère primitif embryonnaire.

Dyschromies acquises.

Les dyschromies acquises peuvent être provoquées par des causes de nature diverse, soit internes, comme les

troubles biliaires, les troubles nerveux, les troubles d'origine toxique; soit externes, comme la lumière, la chaleur et les autres agents irritants.

a. — *Dyschromies acquises de causes internes.*

Mélanodermies biliaires. — L'étude des mélanodermies d'origine biliaire est de date récente. C'est, en effet, aux nombreux travaux de MM. A. Gilbert et P. Lereboullet [02] que l'on doit la connaissance des rapports importants qui unissent les mélanodermies et les troubles biliaires. Les mélanodermies apparaîtraient même, le plus souvent, comme le caractère fondamental de la cholémie et constitueraient l'un des traits caractéristiques du facies cholémique (masque biliaire).

La mélanodermie, en effet, est parfois associée à l'ictère. Elle s'observe de préférence dans les ictères anciens à poussées successives remontant presque à la naissance. Elle se présente sous la forme d'une pigmentation parfois intense et généralisée (*ictère noir*) essentiellement liée à l'évolution des poussées ictériques. J'ai eu l'occasion d'en observer deux cas intéressants à l'Hôtel-Dieu de Toulouse. Le premier malade (Rispal et Baylac [02]) atteint d'un ictère catarrhal prolongé présentait une coloration très foncée de couleur jaune-citron. Après la disparition de l'ictère, il subsista une coloration bronzée (mélanodermie) diffuse, particulièrement nette sur la face et formant autour des yeux des « lunettes pigmentaires » (1). Le second malade, atteint d'ictère infectieux bénin (Baylac [03]), offrit, en outre du syndrome ictérique ordinaire, une curieuse pigmentation localisée sur la verge et le scrotum, sous forme de taches irrégulières et disséminées. Dans ces cas, la mélanodermie se substitue à l'ictère.

Mais la pigmentation n'est pas nécessairement associée

(1) Ces aspects pigmentaires sont fréquents chez les cholémiques. On sait que Napoléon Ier portait cette marque caractéristique.

à l'ictère. Et c'est pour cette raison que les rapports de la mélanodermie et de la cholémie avaient longtemps passé inaperçus. La cholémie serait le terrain sur lequel évoluerait la plupart des mélanodermies (sauf la mélanodermie addisonienne et certaines dyschromies nerveuses). Je conserverai néanmoins, dans cet exposé, les diverses catégories de mélanodermies ou plus généralement de dyschromies établies par Darier [**02**]. Cette classification qui d'ailleurs complète la précédente, puisqu'elle englobe dans un même cadre tous les troubles pigmentaires (soit par excès, soit par défaut), a en outre l'avantage de montrer les diverses circonstances dans lesquelles se produit le pigment.

Dyschromies nerveuses. — Les dyschromies qui se rattachent aux troubles nerveux se traduisent par un excès ou un défaut de pigmentation ou encore par la combinaison de ces deux modes.

La *mélanodermie addisonienne* est l'un des types les plus étudiés de ce groupe, dont les limites d'ailleurs ne sont pas bien précises. Cette mélanodermie de forme diffuse, intéresse même les muqueuses, principalement la muqueuse buccale où elle forme des taches rappelant celles des Chiens de certaines races. Les tissus, à l'examen microscopique ne présentent qu'une surcharge pigmentaire comparable à celle de la peau de Nègre (Voy. fig. 15). La mélanodermie addisonienne n'appartient pas en propre aux lésions des capsules surrénales qui constituent la maladie d'Addison. A ces lésions correspondent uniquement les symptômes cachectiques. Quant à la mélanodermie, symptôme fréquent, mais non constant de la maladie d'Addison, elle dépend vraisemblablement d'une irritation des rameaux capsulaires du grand sympathique.

La *mélanodermie des tuberculeux* peut être rapprochée de la mélanodermie addisonienne. Les lésions capsulaires et péricapsulaires que l'on a constatées à l'autopsie de ces sujets les a fait considérer comme des addisoniens frustes.

Ces mélanodermies ne présentent aucun lien avec les

mélanodermies d'origine biliaire. Gilbert et Lereboullet n'ont, en effet, trouvé, dans aucun cas, de pigments biliaires dans le sérum des sujets qui en sont affectés.

Il n'en est pas de même pour les *pigmentations de la grossesse* ou *pigmentations gravidiques*. Ces pigmentations siègent sur le visage, le front, les tempes, où elles constituent le « masque » ou *chloasma* délimité près du cuir chevelu par une ligne blanche; sur les seins; sur l'abdomen, où elles forment la « ligne brune » ; au périnée et à la vulve. Le masque et la ligne brune n'appartiennent pas exclusivement à l'état gravidique. On peut voir apparaître, en effet, ces pigmentations au cours des affections utérines et périutérines, et des troubles de la menstruation. La ligne brune s'observe même chez l'Homme, à la puberté, et dans quelques cas d'inflammations intestinales. Lehman [01] attribue la ligne brune à l'hyperémie abdominale favorisant la stase sanguine dans les capillaires cutanés. Il se peut qu'il y ait là une circonstance favorable ; mais les caractères de cette pigmentation l'éloignent beaucoup des pigmentations d'origine hématique. Darier la rapproche de la mélanodermie addisonienne. Comme cette dernière, les pigmentations gravidiques résulteraient d'une irritation du grand sympathique abdominal. Gilbert et Lereboullet ont montré leurs rapports avec la cholémie. Dans un travail récent, fait sous la direction de M. Gilbert, Mlle Steiss [03] apporte de nouvelles observations qui complètent les recherches antérieures de cet auteur. Le terrain cholémique est éminemment apte à produire les pigmentations de la grossesse ainsi que les divers accidents toxémiques particuliers à cet état (hépatotoxémie de Pinard). En outre de la cholémie familiale il interviendrait une cholémie maternelle d'origine fœtale, susceptible de produire les mêmes effets. Il existe, en effet, une cholémie physiologique chez le nouveau-né.

La syphilis et la lèpre peuvent se manifester par des troubles uniquement pigmentaires et primitifs. De ce nombre sont les *leuco-mélanodermies* de Fournier, le plus souvent

syphilitiques et les *syphilides pigmentaires*, comprenant des taches pigmentaires qui alternent avec des taches décolorées et affectent une disposition aréolaire. Les syphilides pigmentaires ont une grande prédilection pour la région cervicale où elles forment souvent chez la Femme des dessins auxquels on a donné le nom de *collier de Vénus*. On s'est demandé si ces troubles pigmentaires n'étaient pas la manifestation de lésions péricapsulaires dues à une localisation spéciale du virus syphilitique. Les *neuro-léprides* se présentent aussi sous forme de taches pouvant couvrir de vastes surfaces séparées par des espaces décolorés affectant des dispositions très variées (annelée, segmentaire, etc.). Certains cas de Nègres pies rentrent dans cette catégorie de dischromies.

Le *vitiligo* est caractérisé par des plaques de décoloration limitées par une bordure très pigmentée. Cette dyschromie est en rapport avec les chocs nerveux ; elle apparaît à la suite d'émotions vives ou encore au cours de certaines affections nerveuses (tabes, goitre exophtalmique, aliénation mentale) ; « le vitiligo peut être la seule manifestation de l'état névropathique (héréditaire ou acquis) du sujet qui en est porteur, mais il doit toujours être considéré comme un stigmate névropathique (Thibierge) ». E. Gaucher [**00**] regarde le vitiligo comme une affection à étiologie toxique et à pathogénie nerveuse (1).

La décoloration peut aussi intéresser le système pileux, elle constitue la *canitie*. De nombreux cas de canitie subite ont été rapportés (Charcot [**61**], Brown-Séquard [**69**], Leloir et Vidal [**90**], Brissaud [**99**], Schmidt [**99**], etc.). Metchnikoff [**02**] a expliqué le mécanisme de ces phénomènes par la phagocytose. Les chocs nerveux déterminent un trouble dans les sécrétions susceptible d'exalter l'activité des phagocytes. Ceux qui ingèrent le pigment, les « *pigmentophages* », creusent le cheveu en lui enlevant son pigment. Les lacunes

(1) Les poisons minéraux comme l'arsenic, microbiens (syphilis, lèpre) ou ceux qui résultent des troubles de la nutrition (auto-intoxication) agiraient par l'intermédiaire des nerfs cutanés pour produire une dystrophie pigmentaire.

ainsi formées se remplissent d'air et le cheveu devient blanc. Ce processus phagocytaire est surtout actif pendant la nuit. C'est, en effet, à ce moment que l'on peut observer les pigmentophages et que se produit la décoloration.

Dyschromies toxiques ou médicamenteuses. — L'absorption de certains médicaments, tels que l'arsenic et l'antipyrine, détermine chez quelques sujets l'apparition d'une pigmentation cutanée. Cette mélanodermie peut se produire après l'ingestion de faibles doses de médicament, mais elle exige d'ordinaire une administration prolongée.

La *mélanodermie arsenicale* rappelle par son aspect la mélanodermie addisonienne. Elle s'étend de préférence aux parties protégées par les vêtements, et, contrairement à cette dernière, elle n'intéresse pas les muqueuses. Le pigment, sans caractères spéciaux, siège dans l'épiderme, mais il est surtout abondant dans le derme.

La pigmentation causée par l'ingestion d'antipyrine se manifeste sous forme de taches *érythémato-pigmentées* caractéristiques. Ces éruptions, dont Brocq [02] a fait une étude détaillée, ont la propriété de se produire en des points fixes de la peau, et d'y réapparaître toujours une fois qu'ils ont été établis. Ces points correspondent à des lieux de moindre résistance ; ils sont disséminés irrégulièrement à la surface du corps sans systématisation connue. Les lèvres, la muqueuse buccale, les parties génitales sont les lieux où se manifeste le plus cette tendance. On la retrouve d'ailleurs, quoique à un degré moindre, dans d'autres dischromies (mélanodermie addisonienne, mélanodermie biliaire) (Voy. p. 340). Il est intéressant de remarquer que cette tendance correspond à l'existence normale du pigment dans ces régions chez des êtres moins élevés en organisation (palais de quelques Singes, de Chiens de race particulière ; parties génitales de beaucoup d'animaux).

Les dyschromies toxiques ou médicamenteuses sont également favorisées par la cholémie. Cette dernière, d'après Gilbert et Lereboullet, expliquerait la prédisposition de certains sujets à ces pigmentations.

b. — *Dyschromies acquises de causes externes.*

Toutes les causes irritantes externes, qu'elle qu'en soit la nature, sont susceptibles de déterminer dans les téguments une réaction qui se traduit par la formation de pigment. Ces causes peuvent être : *mécaniques, physiques*, *chimiques* et *parasitaires*.

Dyschromies de causes mécaniques. — Comme causes mécaniques pigmentogènes, on peut citer les frottements produits par le port de corsets, ceintures, colliers, jarretières, chaussures, bandages herniaires, etc. Mais ces agents peuvent aussi produire le phénomène inverse, c'est-à-dire occasionner une dépigmentation.

Dyschromies de causes physiques. — Les agents physiques tels que la lumière, la chaleur et les rayons X, quand ils sont suffisamment intenses, occasionnent des érythèmes et des dermatites. L'action de la lumière (solaire ou électrique), au premier degré, occasionne le *hâle*, pigmentation diffuse et à un degré plus élevé, l'érythème solaire auquel succède la pigmentation. Nous verrons plus loin quelles sont les radiations qui ont une action pigmentogène. Les dermatites causées par les rayons X s'accompagnent aussi de pigmentation. Les pigmentations occasionnées par la chaleur s'observent dans certaines professions. Chez les forgerons et les boulangers, les bras et les avant-bras sont plus colorés que les autres parties du corps; chez les marchandes en plein air ou qui se servent de chaufferettes, ce sont les membres inférieurs qui se pigmentent. J'ai eu l'occasion d'observer un cas de pigmentation aréolaire, de même nature, chez une cachectique, consécutivement à l'application d'un cataplasme chaud (sans qu'il y ait eu brûlure).

Dyschromies de causes chimiques. — Les révulsifs, comme les sinapismes, les vésicatoires et même la teinture d'iode si communément employée, déterminent chez certains prédisposés des pigmentations locales.

Dyschromies de causes parasitaires. — La *mélanodermie parasitaire* provoquée par l'inoculation d'un venin sécrété par le poux des vêtements (*maladie des vagabonds*) rentre dans cette classe de dyschromies (1). Diffuse comme la mélanodermie addisonienne, elle présente avec cette dernière une assez grande ressemblance. Ces lésions (Audry [**01**]) offrent avant tout les stigmates d'inflammation chronique. La pigmentation est épidermique et dermique; elle est à la fois intra- et extracellulaire dans ces deux couches; on constate en outre dans le derme une infiltration leucocytaire autour des vaisseaux et des lymphatiques.

La cholémie joue, pour ces mélanodermies au même titre que pour la plupart des autres, le rôle de cause prédisposante. Une irritation lumineuse légère, par exemple, suffit à provoquer le hâle chez les cholémiques, mais il n'est pas cependant nécessaire que le sujet soit cholémique pour que le hâle apparaisse. Michel [**02**] fait remarquer avec raison que chez les campagnards qui vivent sans cesse en plein air, cette pigmentation n'est pas toujours d'origine cholémique. Mais il faut toutefois pour la produire une irritation plus intense. Nous verrons plus loin (Voy. Chap. VII) l'influence considérable de la lumière sur la pigmentation des êtres vivants.

Conclusion. — Rapports des pigmentations pathologiques avec la pigmentation normale.

En plaçant à part les mélanodermies à pigment ocre et à pigment palustre qui ont une étiologie et une pathogénie particulière, nous voyons que le plus grand nombre de dyschromies ne sont que de simples troubles de la pigmen-

(1) Le pou du pubis, ou *Phtirius pubis,* peut aussi déterminer par sa piqûre de petites taches ombrées, d'une teinte gris bleuâtre, passagères et localisées au niveau de la piqûre, contrairement à celles du pou du corps qui sont persistantes et se produisent à distance. Ces taches ont été provoquées expérimentalement (Duguet [**81**]) par l'inoculation du produit des glandes salivaires du morpion. La nature de cette pigmentation n'est pas encore établie.

tation normale apparaissant dans des circonstances variées. Parmi ces dernières la cholémie entre pour une part importante. D'après Gilbert et Lereboullet, les autres causes seraient purement occasionnelles. La cholémie constituerait une condition éminemment favorable à la production du pigment. Dans certains cas lorsqu'elle est suffisamment intense (*ictère noir*), elle suffit seule à provoquer la mélanodermie. Mais le plus souvent elle demande la mise en jeu d'une cause *occasionnelle* telle que les agents externes ou médicamenteux internes. Bien plus, les mêmes auteurs ont noté la fréquence chez les cholémiques de malformations pigmentaires comme les nævi, taches de rousseur, etc. Les rapports de la cholémie et de ces pigmentations semblent difficiles à saisir au premier abord. Nous ne connaissons pas encore, en effet, d'une manière bien précise la cause de la cholémie. C'est ainsi que Widal et Ravaut [**02**] font remarquer que si, dans bien des cas, l'angiocholite peut être considérée comme la cause de l'ictère, il semble qu'il n'en soit plus de même dans quelques cas où l'évolution se fait sans fièvre et sans phénomènes infectieux. Ils se demandent « si l'ictère remontant à l'enfance n'est pas l'indice d'une tare congénitale de la cellule hépatique, sorte de stigmate de dégénérescence, amenant un excès de biligénie, par diabète biliaire, comme le disaient déjà Hanot et Schachmann pour la cirrhose hypertrophique. La bile déversée en excès dans les canaux d'excrétion finit peut-être par éveiller la susceptibilité des voies biliaires pour l'infection. » S'il en était ainsi, peut-être pourrait-on penser que cette tare de la cellule hépatique n'est que l'expression d'une manifestation morbide plus générale s'exerçant sur différents organes. Cette cause générale constituerait le lien unissant ces divers troubles.

Ce n'est pas seulement à titre d'excitant qu'agit la cholémie, mais plutôt en fournissant aux cellules épidermiques les matériaux utiles pour l'élaboration du pigment. La fixation de ces matériaux est un moyen de défense contre la cholémie. Gilbert et Lereboullet se demandent même s'il ne

se passerait pas quelque chose d'analogue à l'état normal ; si, par exemple, le pigment du sérum ne traduirait pas l'existence d'une cholémie physiologique légère, substratum de la pigmentation normale. Dans ce cas, il n'y aurait entre la pigmentation normale et la pigmentation pathologique qu'une différence de degrés (1). Que ce mode d'élimination des produits toxiques élaborés par le foie soit spécial à l'état cholémique ou qu'il représente une exagération des phénomènes normaux de l'excrétion, il n'en apparaît pas moins, une fois de plus, qu'il existe entre la pigmentation et l'excrétion des rapports très étroits, que je note en passant, et sur lesquels je reviendrai avec plus de détails dans la seconde partie de ce travail.

CHAPITRE V

CHANGEMENTS DE COLORATION

La plupart des animaux ont une coloration à peu près stable. Mais il en est qui peuvent offrir des changements rapides de coloration (2) sous l'action du système nerveux (*Caméléon*, *Rainette*, etc.). Il existe d'ailleurs entre ces extrêmes de nombreux cas intermédiaires.

Les changements lents se produisent sous l'influence de causes profondes et continues agissant sur la production même du pigment. Telles sont les modifications qui se présentent chez les animaux exposés particulièrement à l'action de la lumière (pigmentation) ou chez ceux qui sont placés à l'abri de cet agent (dépigmentation). Ces modifications peuvent aussi constituer un phénomène absolument normal, comme le blanchiment des poils dans l'atrophie sénile, parfois périodique, se produisant aux changements

(1) Les récents travaux de M. Gilbert, faits en collaboration avec Herscher et Posternak [03] confirment cette manière de voir.

(2) Il ne faut pas confondre les changements rapides de coloration avec les couleurs changeantes étudiées au chapitre II. Ces dernières, en effet, ne changent qu'avec l'incidence, et l'animal n'est pour rien dans ces changements.

de saison (*Hermine*, etc.), ou à la période des amours (parure de noces).

Les animaux qui présentent des changements rapides de coloration sont capables *par eux-mêmes* de modifier la teinte de leurs téguments. Les granules pigmentaires, de diverses couleurs, peuvent se déplacer et affecter dans l'espace des positions différentes. Ces mouvements, changeant les rapports des granules colorés ou la structure même du milieu, entraînent des modifications dans la coloration. Ils sont sous la dépendance directe du système nerveux (1) qui peut les provoquer très rapidement. La cellule pigmentaire et le système nerveux périphérique se mettent en rapport pour constituer un organe différencié dont la fonction est la production de la couleur. C'est le fonctionnement de cet organe que je me propose d'étudier dans ce chapitre. Nous connaissons déjà le granule pigmentaire et la cellule pigmentaire, il reste à examiner l'arc réflexe qui entraîne la mise en jeu de ces éléments. Nous étudierons ensuite l'organe chromatique dans la série animale, à ses divers degrés de perfectionnement.

Mécanisme des changements de coloration.

Réflexe chromatique. — Les incitations les plus diverses, tant externes qu'internes, sont susceptibles de déterminer par voie réflexe des changements de coloration.

Ces changements sont très souvent consécutifs à des impressions visuelles. Paul Bert sur le *Caméléon*, Pouchet sur les *Poissons*, Liester, Biedermann, Carnot sur la *Gre-*

(1) L'action du système nerveux n'est pas absolument indispensable pour produire les changements de coloration. La cellule pigmentaire est excitable directement comme l'ont constaté divers auteurs (von Wittich [54], Biedermann [92], etc.). C'est ainsi qu'une patte de *Grenouille* dont le sciatique a été sectionné réagit néanmoins à l'action des agents extérieurs, mais les changements sont moins nets que dans la patte opposée. J'ai également observé qu'un lambeau de peau de *Rainette* excisé sur l'animal vivant s'éclaircit sous l'action de la chaleur. C'est même cette particularité, toutes choses égales d'ailleurs, qui empêche d'effectuer des mesures spectrophotométriques sur les peaux fraîches non fixées.

nouille, ont montré, en effet, qu'ils ne se produisaient plus quand l'animal est rendu aveugle. Moi-même, sur les Poissons (*Goujon*), j'ai observé les mêmes phénomènes. L'ablation d'un seul œil, d'après P. Bert et Pouchet, entraînerait la perte unilatérale de la fonction chromatique [chez le Caméléon (P. Bert) [**75**], dans le côté correspondant du corps ; chez la Truite (Pouchet) [**74**] dans le côté opposé]. Dans mes expériences [**99**] sur le Goujon (1), j'ai seulement constaté une diminution de la fonction chromatique.

Les changements de couleur peuvent s'effectuer, aussi, sans l'intervention de la fonction visuelle (Voy. p. 349), les sensations étant directement perçues par la peau. Carnot [**96**] a remarqué, en effet, que les Grenouilles aveuglées, en premier lieu indifférentes à la lumière, réagissent bientôt après, en sens inverse d'abord, normalement ensuite. L'éducation des nerfs cutanés aux impressions lumineuses peut donc se refaire en partie (2).

(1) J'exposai au soleil, pendant l'été, saison favorable pour les expériences sur les animaux à température variable : 1° d'abord des Goujons complètement aveuglés et des Goujons témoins. Sous l'action de la lumière les Goujons témoins s'éclaircissent beaucoup ; les Goujons aveuglés ne réagissent pas, ils gardent leur coloration primitive ; 2° ensuite les Goujons opérés d'un seul œil ; ces derniers, comparés aux sujets témoins, ont la même coloration des deux côtés du corps, mais leur teinte est un peu moins claire que celle des témoins.

(2) Ce mode de perception des radiations lumineuses désigné sous le nom de *vision photo-dermatique* existe normalement chez beaucoup d'animaux. On s'explique très bien qu'il puisse réapparaître par l'éducation chez ceux que l'on prive des sensations visuelles. Les animaux inférieurs, dépourvus d'yeux (*Actinies*), des embryons (frai de *Salamandre*), des *Lombrics* décapités, des *Reptiles* aveuglés réagissent à la lumière et sont même différemment influencés par les diverses radiations monochromatiques (Grüber, Finsen). Un fait très curieux, observé par M. Giard, montre que les animaux aveugles des grottes peuvent percevoir les radiations lumineuses. « Pendant l'exploration de la grotte de Tiroual, en Kabylie, je fus frappé de voir des animaux aveugles fuir, lorsqu'ils recevaient les rayons de la lanterne. Je pensais d'abord à une influence calorique, mais j'obtins encore le même fait en faisant éclairer la grotte au magnésium... Un Pseudo-Scorpionide poursuivait un Coléoptère du genre *Leptoderus* et, dans cette poursuite, l'animal aveugle exerçait toute la sagacité que l'on ne peut concevoir sans le secours de la vue. Il est donc bien probable que ces animaux reçoivent, par un moyen inconnu de nous, des radiations lumineuses que notre œil ne perçoit pas ». (Cours sur les *Facteurs primaires de l'évolution.*)

Il semble que l'habitude doive jouer un rôle important dans ces phénomènes. Pouchet a d'ailleurs montré que les Poissons changent plus rapidement de couleur quand on les soumet plusieurs fois de suite aux influences qui la font varier. Mais chez les Crustacés, l'influence de l'habitude n'a pas la même importance. Pouchet explique cette particularité par des différences anatomiques. Le milieu dans lequel se meuvent les chromoblastes des Crustacés (hypoderme) est peu dense; il n'opposerait qu'une résistance très faible aux mouvements pigmentaires. Il en serait autrement chez les Vertébrés.

Les sensations tactiles (1) entraînent aussi des changements de coloration, comme on peut le constater sur le *Caméléon* et la *Rainette*. D'après Bimmermann [**78**], ces changements se produiraient par le sens du toucher chez les animaux aveugles ou chez ceux placés à l'abri de la lumière. Je n'ai pas, pour ma part, observé chez ces derniers de phénomènes de cette nature.

Le point de départ du réflexe chromatique est souvent interne. C'est ainsi que dans les formes animales, où les changements de coloration atteignent leur plus haut degré de perfectionnement (*Caméléon*, *Galeote versicolor*, *Céphalopodes*), les sensations telles que la faim, la soif, la douleur, l'émotion se traduisent extérieurement par des variations rapides dans la coloration. A ces dernières se rattachent vraisemblablement les changements de coloration provoqués par les traumatismes et les chocs opératoires. Les faits de cette nature sont d'autant plus importants à connaître qu'ils peuvent être des causes d'erreur dans l'interprétation des résultats expérimentaux. Ces changements, en effet, ont été observés chez beaucoup d'animaux. C'est ainsi que chez la *Lygia oceania*, on remarque un éclaircissement des téguments après la section des

(1) Il est toutefois difficile d'éliminer dans ces observations les sensations internes telles que la crainte, la colère, etc.

antennes externes. Chez l'*Écrevisse*, j'ai obtenu le même résultat, peu net, par l'amputation des pinces et des pattes abdominales, mais très accusé par la section des pédoncules oculaires. Les *Grenouilles* sont très inégalement sensibles aux traumatismes, comme j'ai pu le constater. Elles m'ont paru supporter difficilement les opérations intéressant une portion étendue des téguments. On sait quel est le rôle important rempli par ces derniers dans la respiration. L'action du traumatisme est variable; elle dépend, toutes choses égales d'ailleurs, de l'importance du choc et de la résistance du sujet. J'ai remarqué que, d'une manière générale, les sujets qui présentaient un éclaircissement notable ne survivaient pas longtemps au traumatisme. Ce phénomène agonique que l'on observe d'ailleurs chez les *Poissons* et les *Batraciens* dans la mort naturelle, apparaît également dans la mort partielle d'une région de l'organisme. J'ai observé, en effet, qu'après la ligature d'une patte, un éclaircissement dans la couleur de la partie située au-dessous précédait l'atrophie et la mort du membre. On doit donc tenir compte de ce facteur dans l'interprétation des expériences.

La volonté exerce une action d'ailleurs très inégale chez les divers sujets sur les changements de coloration. Pouchet a remarqué que les animaux se prêtent d'autant plus à l'expérimentation que, à sensibilité égale, ils sont moins doués de spontanéité cérébrale. Chez le *Caméléon*, par exemple, où la fonction chromatique atteint un haut degré de perfectionnement, les changements de coloration ne s'effectuent pas dans le même sens, pour des sujets placés dans des conditions de milieu identiques. Lorsque, au contraire, l'activité cérébrale ne s'exerce plus ou presque plus comme dans le sommeil, les couleurs de ces êtres, résultant d'un même état d'équilibre des chromoblastes, sont semblables. J'ai observé des faits analogues chez le *Galeote versicolor*. Il semble aussi qu'en captivité ou que placé dans certaines conditions d'expérience, le *Caméléon* ne réagisse pas

de la même manière qu'en liberté. Nous verrons plus loin (Voy. Chap. VII, *Expériences sur le Caméléon*) que le même excitant ne produit pas toujours, chez cet animal, des effets identiques. Il y a là une action empêchante, inhibitrice de la volonté qui ne s'observe que chez les espèces dont l'appareil chromatique est très développé. Le réflexe chromatique parcourt donc des voies de plus en plus compliquées et met en jeu des centres de plus en plus élevés de l'axe cérébro-spinal à mesure que les êtres présentent eux-mêmes une organisation plus différenciée et un appareil chromatique plus perfectionné.

Les impressions d'origine périphérique se réfléchissent sur les centres nerveux et vont mettre en mouvement les chromoblastes par l'entremise de nerfs particuliers.

Le siège des centres qui président à ces mouvements est mal défini. Les résultats obtenus par les divers expérimentateurs ne concordent pas (Biedermann [92], Blanchard [80], Carnot [96], etc.). Le seul fait qui semble se dégager, c'est que les centres sont étagés le long du neuraxe.

La section du bulbe détermine une chromato-dilatation, mais n'empêche pas les changements de coloration de se produire.

La lésion des lobes optiques chez la *Grenouille* entraîne une paralysie des nerfs chromato-moteurs ; les chromoblastes sont étalés et l'animal prend une teinte sombre. Les divers agents qui d'habitude l'éclaircissent n'ont plus d'action. Mais au bout de quelques semaines l'animal s'éclaircit, sans reprendre d'ailleurs complètement sa coloration primitive.

L'ablation d'un hémisphère cérébral détermine un éclaircissement de l'animal. L'écrasement du cerveau ne produit aucun trouble dans la fonction chromatique. Il est certain toutefois que si l'action du cerveau n'est pas nécessaire pour produire les variations de couleur, son intervention peut, dans certains cas, surtout dans les formes à change-

ments rapides, apporter des modifications dans le mode de réaction des chromoblastes aux incitations extérieures. Son influence même, par suite de certains états psychiques est susceptible de faire varier la coloration. On peut oberver que les *Caméléons* et les *Poulpes* changent de couleur sous l'influence des émotions (colère, peur, etc.). Les réflexes, simples dans les formes à changements peu rapides, deviennent plus compliqués, dans les formes où la fonction chromatique est très développée.

Les impressions périphériques se transmettent aux chromoblastes par des nerfs. Ces nerfs ont été reconnus par Leydig [**73-76**], de Lode [**90**], Bimmermann [**78**], Frédéricq [**78**], Klemensiéwicz [**78**], R. Blanchard [**83**], Phisalix [**91**], Fischel [**96**] et Carnot [**96**]. Ce dernier qui a établi définitivement leur existence les a désignés sous le nom de nerfs *chromato-moteurs*, à cause de leur parallélisme avec les nerfs vaso-moteurs. Comme eux, ils se divisent en nerfs chromato-constricteurs et nerfs chromato-dilatateurs antagonistes. Le parallélisme se poursuit jusque dans l'action des réactifs sur ces divers ordres de fibres : les substances chromato-constrictives sont en même temps vaso-constrictives (chlorhydrate d'aniline, nicotine, santonine, oxyde de carbone) (1); les substances chromato-dilatatrices sont aussi vaso-dilatatrices (nitrite d'amyle, éther, chloral, sel marin, etc.). Ces fibres viennent du système sympathique (Pouchet [**76**]). Les nerfs (sciatique, trijumeau et nerfs rachidiens) n'ont d'action sur les chromoblastes que par les filets issus de ce système.

Les fibres chromato-motrices des divers territoires ont une certaine indépendance fonctionnelle. Bien qu'agissant généralement sur la totalité des téguments, elles peuvent n'en intéresser qu'une partie (Steinach [**92**] chez la *Grenouille*). On sait que le *Caméléon* présente parfois des changements de coloration limités à une moitié du corps. L'indépendance des

(1) L'iodure de potassium fait exception à la règle; il est à la fois chromato-constricteur et vaso-dilatateur.

chromoblastes des deux moitiés du corps est corrélative du défaut de synergie que présentent les mouvements des yeux.

Dans mes expériences sur les Poissons [99], j'ai observé l'antagonisme qui se manifeste entre l'état des chromoblastes cutanés et celui des chromoblastes internes sous l'influence des excitants. En comparant, en effet, la coloration du péritoine chez des *Goujons* aveuglés et des sujets non opérés, également exposés à l'action de la lumière, j'ai constaté que, tandis que la coloration des téguments des uns et des autres correspondait à un état déterminé des chromoblastes (coloration sombre des sujets opérés et coloration claire des témoins), la coloration du péritoine se présentait, au contraire, dans un état inverse (coloration claire argentée chez les premiers et coloration sombre, gris d'acier chez les seconds). Donc chez ces animaux, quand les chromoblastes des téguments sont étalés, ceux du péritoine sont contractés et inversement.

Les fibres chromato-motrices se mettent en rapport avec les chromoblastes, mais n'y pénètrent pas. Les cylindraxes nus forment un buisson de ramifications se terminant à la surface de la cellule, rappelant assez bien les terminaisons nerveuses des fibres musculaires striées. Dans quelques cas plus simples, la disposition se rapproche plutôt de celle des terminaisons motrices des muscles lisses.

Le nombre des fibrilles nerveuses qui se mettent en rapport avec les chromoblastes est variable; il peut être très considérable (Ballowitz [93], chez la *Perche* et le *Brochet*). Le même nerf peut donner des fibrilles à plusieurs chromoblastes.

Les voies réflexes chez les Invertébrés sont peu connues.

Chez les Céphalopodes, les chromatophores ne réagissent pas sous l'action des divers agents de la même manière que les chromoblastes des autres animaux; ils se dilatent au lieu de se contracter quand on les excite. Nous verrons plus

loin que ces organes ont une disposition bien différente de celle que présentent les cellules pigmentaires ordinaires. Les centres résident exclusivement dans les ganglions cérébroïdes.

On ignore la voie suivie par les réflexes chromatiques des Crustacés. On sait toutefois qu'il y a des centres dans les ganglions cérébroïdes (*Décapodes* et *Isopodes*).

Mouvements pigmentaires. — Le mécanisme intime des mouvements pigmentaires, produisant les jeux chromatiques, a donné lieu à diverses explications. On s'est demandé si ces changements étaient dus à des mouvements de la cellule tout entière (dilatation et contraction) ou au déplacement des granules pigmentaires dans la cellule qui resterait immobile. La première explication, celle qui se présente tout d'abord à l'esprit, est encore soutenue par Fischel [96], et elle paraît correspondre à un grand nombre de cas (*Crustacés*, *Mollusques*). Mais divers auteurs se prononcent pour la seconde (Brücke [51], Ballowitz [93], Carnot [96]). Il est aussi très probable que les deux modes se combinent. Carnot (sur la *Grenouille*) aurait, en effet, observé qu'il n'y a pas superposition des prolongements d'un même chromoblaste dans deux états successifs ; il se pourrait donc qu'il y ait rétraction des prolongements après le déplacement des granules. Quoi qu'il en soit, j'ai constaté que les chromoblastes rouges du *Galéote versicolor* étaient complètement rétractés. Je n'ai pu, en aucun cas, mettre en évidence par les méthodes colorantes ordinaires des prolongements dépigmentés. Si donc il se produit des recouvrements pigmentaires, ce que je n'ai pu vérifier, ces derniers sont sûrement suivis d'une contraction totale, consécutive, de la cellule pigmentaire.

Ces mouvements ont été comparés, à juste titre, par M. Giard, à ceux des grains de chlorophylle ou chloroleucites dans les cellules végétales. On sait, en effet, que les chloroleucites se déplacent suivant les conditions d'éclairement. Ces mouvements sont dus probablement à l'action de la

lumière sur les courants intraprotoplasmiques et non à un mouvement propre des chloroleucites.

En résumé, il semble que les deux procédés puissent exister séparément ou se combiner, ce qui permet d'expliquer les divergences des auteurs dans l'interprétation des divers cas.

Changements de coloration dans la série animale.

1° Changements de coloration dus a des chromoblastes simples. — Des formes à changements rapides de coloration s'observent dans beaucoup de groupes d'animaux. Ces changements sont effectués par la mise en jeu des chromoblastes. Ces derniers se présentent à des degrés de perfectionnement très divers.

a) *Les colorations produites sont uniquement pigmentaires.* — C'est le cas des Invertébrés et de quelques Vertébrés. Les chromoblastes renferment des pigments dissous ou granuleux, diversement colorés, mais chacun d'eux ne renferme qu'une seule sorte de pigment. Les chromoblastes d'une même couleur forment un ensemble indépendant, dans une certaine mesure, et souvent antagoniste de ceux de teintes différentes. On conçoit que, suivant leur état d'expansion ou de rétraction, les divers systèmes de chromoblastes puissent produire des jeux chromatiques variés. Chez le *Crangon* ou Crevette grise (Crustacé), par exemple, les jeux chromatiques sont donnés par trois sortes de chromoblastes : les uns à pigment rouge et les autres à pigment jaune et à pigment violet. Les premiers jouent un rôle peu important dans les changements de coloration. Ceux-ci sont assurés par l'antagonisme des deux autres sortes de chromoblastes. Mais cet antagonisme n'est pas général ; il semble, en effet, que les chromoblastes du même système jouissent d'une certaine indépendance. Aussi ne doit-on pas s'attendre à les trouver tous au même état de contraction.

Dans certains cas, fréquents chez les Crustacés, des pig-

ments extracellulaires prennent part aux changements de coloration. Ces pigments ont des teintes qui appartiennent à l'extrémité la plus réfrangible du spectre (*pigments bleus*).

Les pigments bleus des Crustacés ont tantôt l'aspect de petits corps de forme plus ou moins définie auxquels Pouchet a donné le nom de *cérulins* à cause de leur couleur ; tantôt ils se présentent à l'état dissous. Nous connaissons l'instabilité de ces pigments et la facilité avec laquelle ils virent au rouge sous l'action des réactifs. Nous savons, d'autre part, qu'ils dérivent des autres pigments, de couleur jaune et rouge. Ils proviennent, en effet, de la combinaison de ceux-ci avec des bases organiques probablement dérivées de l'activité musculaire. Ces rapports des pigments bleus avec les pigments rouges apparaissent avec une grande évidence chez les Crustacés. C'est, en effet, autour des chromoblastes rouges que se trouvent d'habitude les cérulins (*Écrevisse*, *Homard*). Chez le *Palémon* ces rapports deviennent encore plus étroits. Le pigment bleu est à l'état dissous et localisé dans le voisinage immédiat des ramifications des chromoblastes rouges. Bien plus, il n'apparaît que lors de l'expansion de ces derniers et disparaît peu après leur rétraction. L'apparition du pigment bleu chez ce Crustacé coïncide donc avec la période d'activité des chromoblastes rouges. Les changements de coloration du Palémon sont dus, d'une part, à des mouvements pigmentaires et, d'autre part, à des modifications chimiques du pigment liées à l'activité des chromoblastes.

b) *Les colorations produites sont à la fois pigmentaires et structurales.* — Ces cas sont surtout fréquents chez les Vertébrés. Les cellules pigmentaires sont de deux sortes : les unes renferment des lipochromes et déterminent les teintes claires jaunes, orangées, rouges, appartenant à l'extrémité la moins réfrangible du spectre. Les autres, de forme très ramifiée, contiennent des granulations de mélanine. Leurs jeux sont susceptibles de donner, en outre de la teinte noire,

la couleur bleue par un mécanisme déjà étudié (Voy. p. 283). La couleur noire correspond à l'état de contraction de ces chromoblastes (milieu complètement opaque); la couleur bleue à leur état de dilatation extrême (milieu trouble); dans ce dernier cas la présence de granules pigmentaires de dimensions suffisamment petites (une fraction de millième de millimètre) est toutefois nécessaire.

Le plus souvent, chez les Poissons et les Batraciens, ces deux modes de coloration (pigmentaire et structural) s'associent. Telles sont les teintes vertes fréquentes chez ces animaux. Chez la *Rainette*, par exemple, les changements de couleur (qui s'étendent du gris bleuâtre au jaune clair) sont assurés par des chromoblastes à pigment jaune et des chromoblastes à pigment noir. La teinte jaune (Voy. Pl. I et II) correspond à l'étalement des premiers et à la contraction des seconds (ou tout au moins à l'émigration des granules pigmentaires vers le centre de la cellule). Ces derniers ont une apparence punctiforme ; vus à un faible grossissement et à la lumière réfléchie, ils sont complètement noirs. La couleur jaune des autres chromoblastes domine. L'autre teinte extrême, le gris bleuâtre, est liée à la dilatation des chromoblastes à pigment noir. Les arborisations de ceux-ci, très fines et très déliées, vont à la rencontre les unes des autres et forment une sorte de feutrage masquant presque complètement les chromoblastes jaunes; à un faible grossissement, ce feutrage translucide, examiné à la lumière réfléchie, paraît d'un beau bleu. Quant aux teintes vertes intermédiaires, elles correspondent à un état de dilatation moyen des chromoblastes à pigment noir. Certains sont complètement dilatés, d'autres le sont moins, etc. ; la teinte bleue moins apparente se mélange à la teinte jaune qui n'est plus complètement masquée par les chromoblastes à pigment noir comme précédemment.

C'est, vraisemblablement, par un mécanisme analogue, mais encore plus compliqué, que s'effectuent les changements de coloration chez les Reptiles et notamment ceux que pré-

sentent le *Caméléon* et le *Galéote versicolor* (1). Ce dernier, quoique moins connu que le premier, est tout aussi remarquable par ses changements de teintes rapides et étendus. Ceux-ci acquièrent une intensité particulière dans les régions maxillaire et sous-maxillaire. Les variations de couleurs s'effectuent suivant une gamme chromatique s'étendant du rouge écarlate au bleu-ciel et au violet foncé en passant

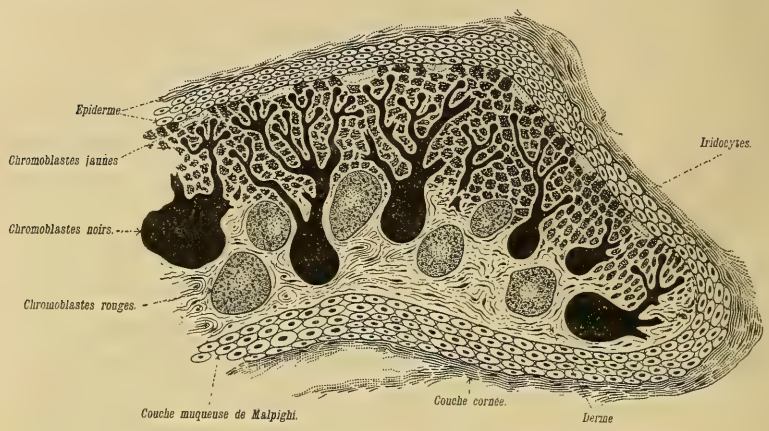


Fig. 13. — Peau de Galéote changeant ou *Calotes versicolor* (coupe transversale. Région sous-maxillaire). Gr. 450.

par le jaune clair. Elles surpassent en éclat et en saturation celles du Caméléon, et se succèdent avec une grande rapidité sous l'influence de causes diverses (soif, faim, état psychique, etc.) difficiles à analyser. Aussi cet animal mérite-t-il d'être pris comme type de forme à changements rapides de coloration. Ses téguments présentent d'ailleurs la même ordonnance générale que chez le Caméléon. On y retrouve les mêmes éléments chromatiques. Comme chez ce dernier, les chromoblastes rouges y sont difficiles à trouver et à mettre en évidence, excepté toutefois, dans la région sous-maxillaire, où ils se présentent en grande abondance et

(1) Le *Galéote versicolor* est un Reptile très répandu en Cochinchine d'où j'ai rapporté les échantillons étudiés. Ces derniers proviennent des jardins de Saïgon où ils ont été capturés.

avec beaucoup de netteté. Les éléments chromatiques sont

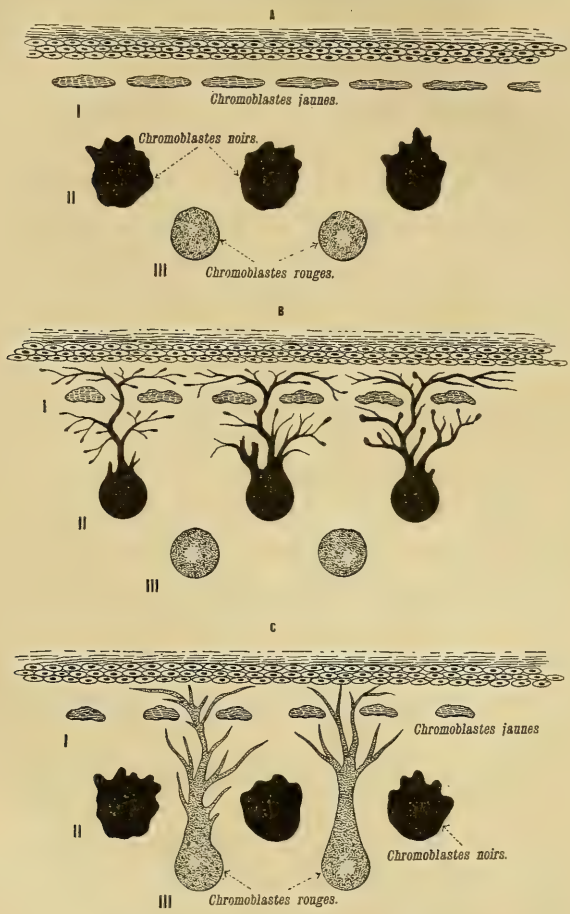


Fig. 14. — Diagramme montrant le jeu des chromoblastes de différentes teintes qui président aux changements de coloration. — En A, les chromoblastes jaunes (I) sont dilatés ; les chromoblastes noirs (II) et les chromoblastes rouges (III) sont contractés. La teinte jaune domine. — En B, les chromoblastes jaunes (I) et les chromoblastes rouges (III) sont contractés ; les chromoblastes noirs (II) sont dilatés. La couleur de la peau est noire ou bleue (suivant le degré de dilatation des chromoblastes et les dimensions des granules pigmentaires). — En C, les chromoblastes jaunes (I) et les chromoblastes noirs (II) sont contractés ; les chromoblastes rouges (III) sont dilatés. La teinte rouge domine.

de trois sortes : jaunes, rouges et noirs. Sur une coupe (Voy. fig. 13), on observe l'aspect suivant : au-dessous d'un

épiderme assez mince, se trouve un derme se divisant en deux parties bien distinctes, l'une en rapport avec l'épiderme très sombre et très épaisse, l'autre beaucoup plus claire occupant la face profonde du derme. C'est dans la couche sombre superficielle, que sont placés les chromoblastes, au milieu d'une grande quantité d'iridocytes de couleur brunâtre. Les chromoblastes jaunes, très peu apparents, visibles seulement sur des préparations très minces où les autres chromoblastes ne sont pas respectés, ont une forme assez régulièrement arrondie. Ils occupent de préférence la région supérieure sous-épidermique. Dans la région profonde de cette même couche se trouvent côte à côte, les chromoblastes rouges et les chromoblastes noirs, très volumineux. Les premiers se présentent avec une forme irrégulièrement arrondie ; ils renferment un protoplasma granuleux avec un noyau dans la région centrale. Les seconds, par leur opacité, tranchent sur toutes les autres parties de la préparation. Ils envoient vers la région superficielle des bouquets d'arborisations qui vont s'étaler ensuite horizontalement immédiatement au-dessous de l'épiderme. Quelques arborisations incomplètement étalées se terminent par une portion renflée en forme de bouton.

On peut ainsi s'expliquer le mécanisme des changements de coloration de ces animaux (Voy. fig. 14). Les chromoblastes forment trois jeux chromatiques : jaune, rouge, noir (et bleu dans certains cas) qui peuvent se masquer plus ou moins suivant leur état d'activité ou de repos. Lorsque, par exemple (fig. 14, A), les grands chromoblastes noirs et rouges ne couvrent plus de leurs arborisations pigmentées les chromoblastes jaunes, et que ces derniers sont au contraire à l'état d'activité, la couleur dominante est le jaune. Si les chromoblastes rouges poussent leurs arborisations jusque sous l'épiderme, les autres étant à l'état de repos, la peau prend une teinte rouge. De même, lorsque les chromoblastes noirs se dilatent, la teinte devient noirâtre ou bleuâtre suivant l'état d'expansion des arborisations et les

dimensions des granules (disposition structurale temporaire). Lorsqu'enfin tous les chromoblastes sont rétractés, apparaît la teinte blanchâtre du derme. Ces divers écrans colorés peuvent, en se combinant, produire les teintes intermédiaires. Tous les éléments chromatiques n'étant pas répandus dans les téguments d'une manière uniforme, il en résulte que certaines régions ont une aptitude spéciale à produire une catégorie de couleurs déterminée. Les chromoblastes de même ordre, par suite de leur indépendance relative, peuvent d'ailleurs produire le même résultat.

2° Changements de coloration dus a des chromoblastes composés ou chromatophores. — Dans quelques formes animales, l'appareil pigmentaire atteint un haut degré de développement et de différenciation. A la cellule pigmentaire s'annexent d'autres parties (faisceaux radiaires et cellules secondaires); l'ensemble constitue un véritable organe chromatique, le *chromatophore*. A ce perfectionnement correspond un fonctionnement plus parfait de cet appareil. C'est, en effet, chez les Céphalopodes (*Poulpe*, *Seiche*, *Sepiole*, *Calmar*, etc.) que les changements de coloration acquièrent leur maximum de rapidité. Ces changements, comme chez le Caméléon, le Galéote, etc., sont la conséquence d'influences extérieures ou d'états psychiques divers (colère, crainte, etc.).

Les chromatophores sont situés dans la couche superficielle du derme, immédiatement au-dessous de l'épiderme, où ils sont logés dans de petites cavités. Quand on les examine par transparence à travers les téguments, sans préparation spéciale, ils se présentent sous forme de cellules globuleuses munies d'un noyau, contenant des pigments de teintes variées (noirs, jaunes, rouges, roses et bleus).

Les chromatophores sont formés de deux parties principales : 1° la *cellule pigmentaire* contenant les granulations colorées; 2° les faisceaux *radiaires* s'irradiant autour de la cellule pigmentaire.

La *cellule pigmentaire* est limitée par une paroi mince.

Elle renferme un noyau et un protoplasme contenant des granules colorés excessivement fins.

De la cellule pigmentaire partent des faisceaux de fibres qui vont s'épanouir dans le tissu conjonctif ambiant.

Les petites cellules arrondies, dites *cellules bordantes*, qui sont disposées autour de la cellule pigmentaire, ne sont que des éléments du tissu conjonctif refoulés par suite du développement de cette dernière.

Cet appareil chromatique est en rapport avec des terminaisons nerveuses périphériques qui le mettent en relation avec les ganglions étoilés et cérébroïdes.

Immédiatement au-dessous de la couche des chromatophores (dans la couche profonde du derme) se trouvent des iridocytes de forme ovoïde contenant de petits bâtonnets rappelant ceux des Vertébrés et donnant aux téguments un aspect irisé.

Les changements de coloration se produisent, d'une manière générale, comme dans les autres formes ; ils dépendent des modifications de position des granules pigmentaires. On est loin toutefois d'être d'accord sur la manière dont s'effectuent ces modifications. Les diverses interprétations sont basées sur la nature des faisceaux radiaires. Pour les uns (Blanchard [**83**], Girod [**83-84**], etc.), ces faisceaux sont formés de fibres conjonctives. Le rôle capital serait dévolu aux mouvements propres de la cellule pigmentaire, dus eux-mêmes à la contractibilité de son protoplasme. Les faisceaux radiaires constitueraient des sortes de cordages fixant dans sa position la cellule pigmentaire. Pour les autres (Klemensiéwicz [**78**], Phisalix [**91**], Rabl [**01**], Steinach [**01**], etc.), les faisceaux radiaires seraient des éléments musculaires. La dilatation de la cellule pigmentaire proviendrait de l'action de ces éléments (état actif) ; sa contraction serait due à la contractibilité propre de son protoplasme (état de repos).

L'organe chromatique des Céphalopodes est en outre complété par un curieux appareil, la *glande du noir*, qui

sécrète du pigment (mélanine) en abondance et que l'animal est capable de le rejeter au dehors. Grâce à cet appareil, ce dernier jouit de la propriété de pouvoir, à volonté, *extérioriser* son pigment. Ce jet de pigment détermine un épais nuage faisant écran, et formant une véritable ligne de défense avancée, qui permet à l'animal attaqué de masquer sa retraite.

Résumé. — L'appareil chromatique se présente à des degrés gradués de développement, dans la série des formes à changements rapides de coloration. Encore peu perfectionné chez les Crustacés, où les changements sont relativement lents, il acquiert chez les Vertébrés un degré de différenciation plus élevé pour atteindre son maximum chez les Céphalopodes, où les changements s'effectuent avec le plus de rapidité. Ces formes se relient, d'autre part, aux formes à coloration dite fixe, par de nombreux termes de transition (1).

(1) Telles sont les espèces dont les individus sont différemment colorés (Lamellaires, beaucoup de Nudibranches, quelques Crustacés). Ainsi, M. Giard [72-73] a montré que la coloration de chaque individu de *Lamellaria perspicua* est fixe, quelles que soient les conditions nouvelles dans lesquelles ces animaux se trouvent placés. Chaque Ascidie, une fois adaptée, conserve ses caractères d'une manière définitive.

CHAPITRE VI

RÉPARTITION DE LA COLORATION

Distribution dans la série animale des divers modes de coloration.

Protozoaires. — Les Protozoaires, par suite de leur simplicité organique, ne présentent pas de couleurs de structure; mais ils peuvent élaborer des pigments (*pigments intrinsèques*) qui sont en général des lipochromes (pigment rouge des *Globigérines* auxquelles la surface de la mer doit l'aspect écarlate qu'elle présente parfois; pigments rouges des *Euglènes*, etc.). D'autre part, ils englobent avec leurs aliments des substances diverses dont quelques-unes participent à leur coloration. Enfin, ces animaux peuvent vivre en association avec des Algues de colorations variées. Ils se parent alors des teintes de ces Algues (associations symbiotiques des *Radiolaires* et des *Algues* vertes, brunes, etc.). Par leurs rapports très étendus avec les milieux extérieurs, ces cellules libres sont plus exposées que celles qui vivent dans un milieu intérieur, à recevoir dans leur protoplasme des corps étrangers. Il semble permis d'admettre qu'en raison de cette *accoutumance* elles soient moins sensibles à ces pénétrations. Des rapports réciproques s'établissent entre la cellule et le corps étranger, et ce dernier, si c'est un être vivant, peut continuer à vivre dans le nouveau milieu. Des pigments d'origines différentes peuvent en outre exister côte à côte dans le même être (lipochromes rouges et chlorophylle des *Euglènes* en alternance saisonnière; lipochromes et pigments d'*Algues* symbiotiques des *Radiolaires*, etc.).

Spongiaires. — Dans les Spongiaires, le groupement cellulaire est tel que chaque cellule conserve encore des rapports très larges avec le milieu extérieur. Par suite, ces

organites se trouvent dans une situation comparable à celle des Protozoaires. Il en résulte une grande analogie dans les procédés de coloration de ces deux formes animales.

Les pigments intrinsèques représentés surtout par des lipochromes abondent dans les éponges marines (*uranidines* (1) des *Aplysinidæ*, etc.). Les pigments noirs, très rares dans les formes simples, sont pourtant représentés dans les *Chondrosia*. Cotte [03] rapproche ces pigments mélaniques du noir de la Seiche. Cet auteur a, en effet, décelé la présence de la tyrosinase dans les Éponges. Il est donc possible que ces mélanines proviennent de l'oxydation par une oxydase d'un corps analogue à la tyrosine. Des pigments extrinsèques ou introduits se rencontrent en grand nombre, comme chez tous les êtres à propriétés phagocytaires actives. Les Éponges admettent également la présence d'Algues symbiotiques dans leurs éléments cellulaires (*Spongille* d'eau douce). C'est ainsi que les *floridines*, pigments violets, rouges pourpres, solubles dans l'eau, considérés par Krukenberg comme pigments intrinsèques, seraient identiques d'après les recherches récentes de Cotte [03] à la phycoérythrine, pigment des Floridés. Elles proviendraient de l'infection des Éponges par ces Algues.

Cœlentérés. — La structure des Cœlentérés est encore assez simple ; les couleurs de structure sont rares (irisations des axes calcaires des *Gorgones*). Les lipochromes ne sont pas très nombreux (pigment rouge du *Corail* et des *Gorgones*). Quoique la fonction phagocytaire se soit réduite (elle se localise dans les cellules qui limitent la cavité interne), les pigments extrinsèques sont encore abondants. Enfin on constate aussi la présence d'associations symbiotiques avec des Algues (*Hydra viridis*). L'origine et la nature de beaucoup de pigments de ces animaux sont loin d'être établies d'une manière définitive (*cyanéine* des *Cyanea*, de l'*Aurélie com-*

(1) Krukenberg désigne ainsi des pigments jaunes virant au noir par l'absorption d'oxygène, sous l'action de ferments.

mune, des *Rhizostomes* et des *Vellèles*, etc.; chlorophylles animales ou végétales des *Anémones de mer*, etc.).

Cœlomates. — Chez les Cœlomates, la division du travail amène une différenciation cellulaire très grande. La structure des téguments se complique et devient favorable au développement de jeux de lumière variés; de là la production fréquente de couleurs de structure. D'autre part, l'apparition d'un milieu interne modifie profondément les rapports des éléments cellulaires avec le milieu externe. Ces rapports deviennent de plus en plus indirects à mesure que le milieu interne se perfectionne. La fonction phagocytaire se restreint beaucoup. Par suite, les pigments extrinsèques deviennent moins nombreux, tandis que les pigments intrinsèques continuent à se développer.

Vers. — Les couleurs de structure sont peu développées dans les formes inférieures. On les voit apparaître dans la cuticule de quelques Vers (*Ver de terre*, *Arenicole*, *Aphrodite*). Les pigments extrinsèques jouent encore un rôle important. On peut même saisir dans certaines formes les rapports qui unissent la pigmentation et l'excrétion. Chez les *Capitellidæ*, on trouve, en effet, dans les téguments, des granules pigmentaires associés à de la guanine, absolument semblables à ceux qui sont excrétés par les néphridies (Eisig [**87**]). Chez les *Sangsues*, on peut suivre, pas à pas, les diverses phases du phénomène (Graf [**95**]). Des éléments de la cavité générale font fonction d'*excretophores*; ils charrient les produits d'excrétion transformés en pigment vers les *néphridies* et les téguments. Ils s'accumulent dans ces derniers et déterminent par leur inégale répartition la coloration particulière de ces animaux.

Une grande obscurité règne sur l'origine des pigments verts (*bonelline* des *Bonellies*, *Chétoptères*, etc.). Pour Sorby et Krukenberg, la bonelline ne serait pas identique à la chlorophylle.

Mollusques. — Les téguments des Mollusques présentent une structure beaucoup plus compliquée que ceux des Vers.

A la cuticule simple de ceux-ci succède le manteau doublé d'une coquille. Nous avons vu que les coquilles d'*Aviculides*, d'*Haliotis*, de *Nautile* fournissent des matériaux importants pour l'étude des couleurs de structure (Voy. p. 239). Le manteau renferme en outre des iridocytes contenant des paillettes irisantes (*Vénus*, *Poulpe*, *Seiche*, etc.).

Les pigments extrinsèques sont en décroissance. On les rencontre surtout dans le tube digestif et ses annexes. Nous savons que le pigment vert (entérochlorophylle) n'est autre chose que de la chlorophylle végétale introduite par la voie alimentaire (Voy. p. 311).

Enfin les pigments noirs (*mélanines*) apparaissent avec un grand développement (*poche du noir*).

La fonction chromatique atteint même dans les formes les plus élevées des Mollusques, chez les *Céphalopodes*, son plus haut degré de perfection (Voy. p. 363). L'extension de cette fonction paraît coïncider avec l'accroissement des appareils de la vision. C'est, en-effet, chez les Céphalopodes que les yeux offrent le poids le plus considérable par rapport au poids total du corps.

Arthropodes. — La présence d'une cuticule chitineuse, plus ou moins complexe, est l'un des traits les plus caractéristiques de l'organisation de ces animaux; elle contribue à leur donner une physiologie toute spéciale.

Dans les formes inférieures (Crustacés), la carapace encroûtée de sels calcaires se prête peu à la production de couleurs de structure. Les pigments extrinsèques sont peu abondants. L'entérochlorophylle signalée par Mac Munn n'a pas été retrouvée, comme nous l'avons vu, par Dastre et Floresco (p. 312). Par contre, on constate un grand développement de lipochromes. Et fait intéressant, observé par Newbigin [97] chez les *Décapodes*, ces lipochromes de teintes variées dérivent tous d'un même lipochrome, le pigment jaune du foie (Voy. p. 295). Ces pigments sont, soit à l'état dissous dans la

carapace, soit à l'état granuleux dans les chromoblastes (1).

Les formes élevées, *Aranéides*, *Insectes*, sont remarquables par le grand développement des couleurs de structure. La cuticule, très différenciée, abondamment pourvue de pigment noir, réalise les conditions favorables pour la manifestation de ces dernières (Voy. p. 250). A ce point de vue, les colorations brillantes de l'animal parfait offrent un contraste frappant avec la teinte plutôt sombre de la larve. Durant la phase larvaire, l'animal mène une vie sédentaire, peu active. C'est la phase où les phénomènes de la nutrition et de l'accroissement sont à leur apogée. La larve ne possède pas encore de cuticule bien différenciée ; de là le peu d'importance des couleurs de structure ; mais l'abondance de matériaux nutritifs favorise l'apparition de pigments extrinsèques et l'élaboration de pigments intrinsèques.

Ainsi s'introduit par la voie alimentaire le pigment vert de quelques Chenilles, dont la présence, comme Poulton [85] l'a montré, est essentiellement liée à la nourriture. Divers lipochromes jaunes et rouges (*Coléoptères*, chrysalides de *Saturnides*) et de l'hémoglobine (*Mouche domestique*) s'élaborent (*Coccinelles*, *Élatérides*, etc.) et persistent ou disparaissent chez l'animal parfait.

Enfin, des pigments uriques se montrent dans quelques formes de *Lépidoptères*.

Échinodermes. — Le test calcaire des *Échinodermes* ne se prête pas au développement des couleurs de structure. On y trouve, par contre, de nombreux lipochromes (rouges, oranges, jaunes) rappelant beaucoup ceux des Crustacés. Ces pigments, comme chez ces derniers, ne sont pas uniquement localisés dans les téguments ; ils infiltrent les viscères et principalement les glandes génitales. Les pigments bleus et violets des *Étoiles de mer*, considérés par Krukenberg comme

(1) Dans l'*Écrevisse*, par exemple, des pigments diffus colorent le test calcaire en brun-marron (couche externe) et en bleu (couche moyenne). L'hypoderme, mou, renferme de nombreux chromoblastes, noirs, jaunes et ug es, et de petites granulations bleues (cérulins) extracellulaires, très stables, o pposant une faible résistance aux ré actifs (chaleur, alcool, etc.)

probablement identiques à la *cyanéine* des Scyphoméduses, semblent se rapprocher beaucoup, d'après Newbigin, des pigments bleus des Crustacés. La cyanéine, en effet, est très soluble dans l'eau et vire au rouge sous l'action de beaucoup d'agents chimiques (chaleur, alcool, etc.). On trouve chez quelques Étoiles de mer (*Asteria glacialis*) un pigment analogue à l'*hématoporphyrine*. Les pigments noirs prédominent surtout chez les *Holothurides*.

Les pigments introduits (entérochlorophylles), contrairement à ce qui se voit chez les Crustacés, sont communs (*Echinus esculentus*), surtout dans les viscères (tube digestif et liquide périviscéral).

Associées à ces pigments, se trouvent d'autres matières colorantes complexes comme l'*antédonine*, la *pentacrinine*, dont la nature et les relations sont peu connues.

Tuniciers. — Les Tuniciers sont le plus souvent fixés et isolés du milieu extérieur par une épaisse cuticule, la *tunique*. Cette structure des téguments est incompatible avec la production des couleurs d'apparence. Les pigments intrinsèques et extrinsèques y sont au contraire très abondants, surtout dans les formes fixées.

Des lipochromes de teintes variées ont été décrits par Krukenberg, notamment chez les *Didemnum* et les *Botryllus*.

Les pigments introduits sont très nombreux et offrent la plus grande analogie avec ceux des Éponges et des Cœlentérés (*uranidine* de l'*Ascidia fumigata* et *mentula*). Ces ressemblances résultent très probablement de la similitude du mode de vie de ces animaux. On sait que le corps des Tuniciers est traversé, comme celui des Cœlentérés, par un courant d'eau sans cesse renouvelé, apportant constamment de nouveaux matériaux utilisés directement comme pigments extrinsèques ou transformés en pigments intrinsèques.

Vertébrés. — Les couleurs de structure sont très répandues chez les Vertébrés, excepté toutefois dans les formes les plus élevées, les *Mammifères*. Nous avons vu, en effet, que les couleurs bleues des Vertébrés étaient toujours

structurales (Voy. p. 266). Par suite du perfectionnement organique, les rapports des éléments cellulaires avec les milieux sont très indirects, aussi les pigments introduits ne jouent-ils plus de rôle dans la coloration. Les pigments intrinsèques (lipochromes et mélanines) encore nombreux dans les formes simples diminuent beaucoup de quantité dans la série des Vertébrés et se réduisent aux seuls pigments noirs chez les Mammifères. Cette diminution graduée des pigments peut être mise en parallèle avec les perfectionnements successifs de l'appareil excréteur. Elle semble coïncider avec une élimination de plus en plus parfaite des produits de déchet.

Dans les formes simples, en effet (*Poissons*, *Batraciens*), en outre des pigments ordinaires, lipochromes et mélanines, se rencontrent des substances de la série urique, c'est-à-dire de nature excrémentitielle, la guanine et le guanate de chaux. Ces substances sont très répandues dans les viscères et les téguments où, comme nous l'avons vu, elles donnent la couleur blanche (1) et les vives irisations (Voy. p. 247). Leur abondance est en rapport avec un développement incomplet de l'appareil excréteur et correspond vraisemblablement à une épuration insuffisante. On sait, en effet, que l'appareil excréteur des Vertébrés est construit dans toute la série sur un plan uniforme; les diverses parties (pronéphros, mésonéphros, métanéphros) qui le constituent apparaissent progressivement et ce n'est que dans les formes les plus élevées qu'il atteint son développement complet. Les

(1) Une expérience très simple dont je n'ai pas parlé plus haut, et que je n'ai pu mettre à sa place, l'impression de ce travail étant trop avancée quand je l'ai réalisée, permet de reproduire les aspects argentés fréquents chez les *Poissons*. En empilant un grand nombre de lames de verre couvre-objets on obtient des apparences argentées tout à fait analogues à celles de ces animaux. Pour montrer que cette argenture est due à un phénomène d'interférence, on éclaire cette pile de glaces par une lumière monochromatique (par exemple, la lumière jaune du *sodium*). On voit alors apparaître une foule de franges noires extrêmement fines et rapprochées qui se croisent dans tous les sens et qui, lorsqu'on éclaire le paquet de lames avec de la lumière blanche, donnent par leur superposition du blanc d'ordre supérieur (blanc laiteux), qui a précisément cette apparence argentée.

déchets, imparfaitement éliminés chez les Vertébrés inférieurs, s'accumulent dans l'organisme et vont se fixer dans les téguments notamment où ils sont utilisés secondairement dans la coloration. La peau supplée le rein insuffisant.

Dans les formes élevées, comme les *Oiseaux* et les *Mammifères*, l'évacuation des matières résiduelles est mieux assurée. La guanine excrétée ne se dépose plus dans la peau. On sait, en effet, que chez les *Oiseaux* on la retrouve en grande abondance dans les fèces. L'accumulation des pigments dans l'organisme est moins considérable. Ces derniers se fixent de préférence dans les téguments.

Les pigments sont encore assez nombreux dans les productions épidermiques caractéristiques des Oiseaux, les plumes. Les lipochromes (zoonérythrine, zoofulvine, etc.) et les mélanines se présentent en proportions variables, suivant les groupes, les espèces, l'âge, le sexe, etc. Des pigments spéciaux apparaissent même comme la *turacine* (Voy. p. 302) et la *zoorubine* (1). Les couleurs de structure se montrent avec un grand développement pour la dernière fois (Voy. p. 252) ; elles sont en rapport avec la différenciation des produits cuticulaires de ces animaux (plumes).

Enfin, chez les *Mammifères*, on ne rencontre plus que des pigments noirs ou mélanines. Ces pigments, dans certaines conditions (Voy. p. 266), peuvent donner lieu à des couleurs de structure, mais les cas en sont peu nombreux (museau du *Mandril*, scrotum de *Guenon*, yeux bleus, etc.). Aussi les colorations de ces animaux revêtent-elles un grand caractère d'uniformité. Leurs variations dépendent uniquement de l'abondance relative du pigment et de sa répartition. Nous savons que la teinte des poils, c'est-à-dire des productions épidermiques spéciales à ces animaux, résultent du mélange, en proportions variables, de pigment et de

(1) La *zoorubine* (de Krukenberg) est un pigment rouge, de distribution très restreinte; on l'a rencontrée chez les Oiseaux de paradis (*Oiseau de paradis royal*, mâle), chez le *Pyrotrozon diardi* (mâle), chez une Outarde (*Otis turda*) et dans quelques variétés d'Oiseaux communs.

bulles d'air. Complètement blanc ou complètement noir, suivant qu'il renferme exclusivement des bulles d'air ou du pigment, le poil prend des teintes jaunâtres et roussâtres par la présence simultanée de ces corps. C'est par ce procédé que se produisent les teintes blanches, noires et fauves du pelage des Mammifères ; le mélange de poils blancs et noirs donne le gris.

La couleur du pelage est parfois uniforme, blanche, noire ou fauve ; souvent elle est composée de taches de diverses couleurs (bigarrures), irrégulières ou systématisées (zébrures, Voy. p. 338).

Races humaines. — La coloration des poils et des cheveux se présente dans les races humaines avec les mêmes caractères que chez les autres Mammifères. La peau, presque complètement nue dans la plus grande partie de son étendue, doit sa coloration non seulement à l'abondance et à la répartition du pigment mélanique, mais aussi à d'autres facteurs, notamment au sang qui circule dans les capillaires et aux pigments biliaires.

Le pigment mélanique est en quantité très variable suivant les races et suivant les sujets (1). Dans les races très colorées, le pigment mélanique déposé en grande quantité, non seulement dans le derme, mais aussi dans l'épiderme (Voy. fig. 15), forme un écran continu, absorbant les radiations lumineuses. L'écran noir épidermique masque complètement les parties sous-jacentes. La peau a une coloration noire.

Dans les races moins colorées, le sang qui circule dans les capillaires cutanés prend part à la coloration. Associé à la teinte foncée du pigment, la couleur du sang donne cette teinte rouge sombre briquetée (particulièrement intense après l'exposition à l'air, si caractéristique des races américaines. Derrière l'épais écran pigmentaire de leurs téguments, les

(1) Nous verrons notamment, au chapitre VII, l'influence des agents extérieurs sur le développement du pigment et, dans la seconde partie, la signification que l'on peut donner de l'écran pigmentaire.

variations de la circulation cutanée ne peuvent se manifester extérieurement; de là le masque impassible des Peaux-Rouges, dont il est souvent fait mention par les voyageurs.

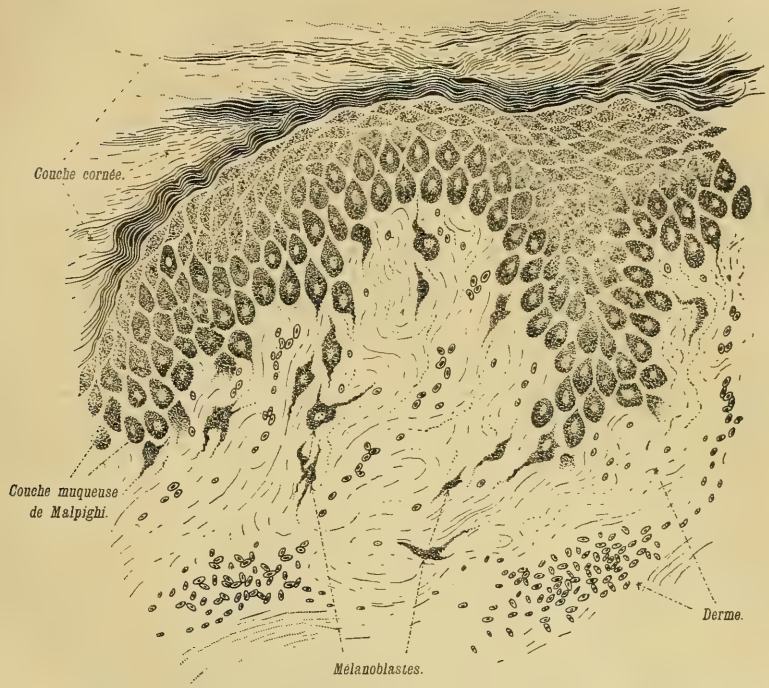


Fig. 15. — Peau de *Malgache* (coupe transversale). Gr. 400. — Cette préparation, faite avec un lambeau prélevé sur un sujet très pigmenté, montre la répartition du pigment dans les diverses couches de la peau. Le *pigment épidermique* est surtout abondant dans les couches les plus profondes de la muqueuse de Malpighi. Il va en diminuant dans les couches superficielles. Le *pigment dermique* est, en grande partie, localisé dans des éléments de forme ramifiée, les *mélanoblastes* ou *mélanocytes*. Ces éléments insinuent leurs prolongements jusque dans l'épiderme parmi les cellules profondes du corps muqueux au contact desquelles s'effectuent les échanges pigmentaires. D'après certains auteurs ils apportent le pigment tout formé aux cellules épidermiques, pour d'autres, ils emportent, au contraire, dans la profondeur le pigment élaboré par ces cellules (Voy. p. 306).

A mesure que l'écran pigmentaire épidermique diminue d'importance (1), le sang qui circule dans le réseau capil-

(1) L'écran pigmentaire n'est pas uniforme dans toute l'étendue de la peau. Les organes génitaux, l'aréole du sein sont beaucoup plus pigmentés que les autres régions du corps. D'autre part, les régions découvertes (visage, mains, etc.) peuvent se pigmenter avec une grande intensité lorsqu'elles sont exposées à l'action de la lumière.

laire cutané participe de plus en plus à la coloration de la peau. Chez l'enfant, à la naissance, les capillaires cutanés injectés, vus à travers un écran pigmentaire peu développé donnent à la peau une coloration rose vif. Chez les sujets peu pigmentés, à peau fine et rosée, les influences extérieures et les émotions se peignent sur le visage (érythème émotif), et même en d'autres régions (érythème pudique) avec la plus grande facilité.

Les pigments biliaires contribuent aussi, comme nous l'avons vu (Voy. p. 330 et 348) à la coloration de la peau. Ces faits s'observent dans de nombreux cas intermédiaires entre l'état physiologique et l'état pathologique. Gilbert et Lereboullet ont montré, en effet, la fréquence de la cholémie chez certaines races (Orientaux, Israélites). Peut-être que la recherche des pigments biliaires dans le sérum des diverses races humaines pourrait donner l'explication de ces teintes jaunâtres, verdâtres et olivâtres, qui se présentent chez certaines d'entre elles (Chinois, Malais, etc.).

Enfin, la teinte jaunâtre de la graisse et la teinte blanchâtre du tissu conjonctif peuvent intervenir, mais pour une part bien moindre, dans la coloration de la peau.

Les divers cas qui se présentent dans les races humaines sont d'ailleurs reliés entre eux par de nombreux intermédiaires.

Il existe une solidarité organique remarquable entre la coloration des diverses parties du corps (peau, poils, yeux). D'une manière générale, en effet, les sujets dont la peau est peu pigmentée, les blonds, présentent des cheveux clairs et des yeux bleus. Les sujets à peau brune, ou bruns, au contraire, ont les cheveux et les yeux noirs. On a observé, d'autre part, des décolorations rapides très circonscrites dans certaines régions, une dépigmentation, par exemple, limitée au cuir chevelu. Il semble donc qu'il y ait un véritable système pigmentaire formé de diverses parties solidaires, mais jouissant cependant d'une indépendance relative.

CONCLUSIONS

1° *La même couleur peut s'obtenir dans les divers groupes par des procédés différents.* — La couleur bleue par exemple, qui est chez beaucoup d'Invertébrés (*Cœlentérés*, *Échinodermes*, *Mollusques*, *Crustacés*), de nature pigmentaire, se trouve toujours dans les formes élevées, chez les *Insectes* et les *Vertébrés*, en rapport avec la structure. Nous savons aussi que les phénomènes de lames minces sont capables de déterminer, comme les colorations pigmentaires, les teintes les plus variées.

2° *Des colorations de même nature se rencontrent dans les groupes les plus éloignés.* — Les *Vers*, les *Mollusques*, les *Insectes* et les *Oiseaux*, par exemple, présentent des colorations dues à un même phénomène, celui des interférences par les lames minces. Une structure semblable se rencontre dans des êtres éloignés et dans des téguments de composition très différente. La peau et les plumes, par exemple, produisent la couleur bleue par le même mécanisme (phénomène de milieu trouble).

Des pigments identiques se retrouvent dans des groupes très éloignés. La tétronérythrine ou zoonérythrine, par exemple, a été décelée chez les *Spongiaires* et chez les *Oiseaux*. Les lipochromes apparaissent dans de nombreux groupes ; les mélanines, particulièrement abondantes chez les *Vertébrés*, se retouvent chez quelques Invertébrés avec des caractères très voisins (noir des *Céphalopodes*, etc.).

3° *Des colorations de nature très différente peuvent se présenter dans un même groupe et dans une même espèce, suivant les individus.* — Des *Mollusques* (coquilles), des *Insectes*, par exemple, seront irisés, alors que des espèces voisines seront dépourvues de colorations de cette nature. Des *Pigeons*, des *Gallinacés* (*Coq*) de même espèce auront des plumes présentant tantôt des reflets métalliques, et tantôt en seront dépourvus. Certains seront complètement

blancs (albinisme), d'autres complètement noirs (mélanisme, etc.). L'âge, le sexe sont autant de facteurs qui interviennent pour établir ces dissemblances. Chez un Perroquet, l'*Eclectus polychlorus*, le mâle est complètement vert avec des taches bleues, la femelle est rouge avec des taches jaunes, les jeunes des deux sexes sont entièrement rouges. Ces différences sont dues à la structure des plumes et aux pigments. On sait d'ailleurs que ces derniers ont une influence sur la manifestation des couleurs de la première catégorie. D'une manière générale, les mâles se parent de couleurs éclatantes, tandis que les femelles se contentent d'une livrée plus modeste. Les différences s'établissent soit par le développement de couleurs de structure, soit par l'apparition de nouveaux pigments ou l'accroissement des pigments primitifs.

4° *Les couleurs de structure sont en rapport avec l'état de différenciation des téguments.* — Peu développées dans les formes simples (*Cœlentérés*, *Vers*), les couleurs de structure coïncident chez les *Mollusques* avec l'apparition du manteau et de la coquille ; parmi les Arthropodes, elles atteignent leur maximum chez les *Insectes* dont les téguments sont très différenciés. Elles se montrent dans toute la série des *Vertébrés* où les nombreuses productions ectodermiques (écailles, plumes) se prêtent à leur manifestation. Mais elles s'éteignent dans les formes les plus élevées, les *Mammifères*.

5° *Les couleurs pigmentaires diminuent de nombre dans les groupes supérieurs; les lipochromes finissent par disparaître; les mélanines seules persistent.* — *a*) Les lipochromes sont surtout abondants dans les formes simples; dans les formes plus élevées, la mélanine prend une grande extension; elle produit les colorations brunes et bleues; ces dernières remplacent la teinte bleue produite chez les animaux inférieurs par des pigments de cette couleur.

b) Les mélanines d'abord très abondantes (*Poissons*) diminuent à leur tour; elles disparaissent en grande partie des viscères et se localisent presque exclusivement dans les

téguments (*Oiseaux* et *Mammifères*) (1). Chez les *Poissons*, le pigment est presque uniquement dermique; l'épiderme est en général peu spécialisé (les écailles sont dermiques). A mesure que les téguments se différencient, la structure de l'épiderme se complique, le pigment dermique devient de moins en moins important (*Mammifères*, *Homme*), la pigmentation épidermique (2) l'emporte. Le pigment gagne enfin les productions épidermiques ou phanères qui apparaissent chez les Oiseaux et les Mammifères, et s'y localise (3). La pigmentation procède donc de dedans en dehors et suit les téguments dans leur différenciation. Primitivement interne et uniquement dermique, elle devient externe et épidermique dans les formes où cette partie des téguments se spécialise.

CHAPITRE VII

COLORATION ET MILIEU

La coloration, au même titre que les autres caractères des êtres vivants est étroitement liée aux conditions de milieu dans lesquelles les êtres se trouvent placés. On a, en effet, depuis longtemps, remarqué que la coloration est, dans une certaine mesure, en rapport avec les conditions extérieures (couleurs des Poissons et des fonds sur lesquels ils vivent; faune polaire, changements de coloration avec les saisons : Hermine, Écureuils, etc.). Sous l'influence des idées transformistes, l'étude des rapports de l'être et du milieu s'est

(1) On ne rencontre plus guère la mélanine que dans la choroïde, l'iris et les méninges (pie-mère). Comme le fait remarquer Duval [97], la choroïde est à l'œil (rétine) ce que la pie-mère est aux centres nerveux.

(2) La pigmentation épidermique est encore cependant, chez les *Mammifères*, d'autant plus abondante que la pigmentation dermique est elle-même plus considérable.

(3) On observe souvent une dissociation entre la pigmentation des phanères et celle de la peau. Ces phanères peuvent être blancs et la peau noire (*Cheval* arabe, *Poule* nègre, etc.); les phanères peuvent être colorés et la peau dépigmentée (*Homme*, *Paon*, *Faisan*, etc.).

singulièrement précisée et les biologistes actuels tendent à attribuer une importance de plus en plus grande aux conditions d'existence dans les modifications que présentent les êtres vivants. Mais ces conditions (nourriture, chaleur, lumière, etc.) se trouvent généralement associées dans la nature et l'observation directe ne peut nous faire connaître que la résultante de leurs effets.

Pour déterminer la part exacte qui revient à chaque facteur, il est indispensable d'isoler leur action, c'est-à-dire d'avoir recours à l'analyse expérimentale. Je me propose dans ce chapitre d'étudier les résultats fournis par cette dernière, en faisant abstraction de toute théorie. Celles-ci seront examinées dans la seconde partie de ce travail.

Influence de la nourriture sur la coloration.

La nourriture peut agir sur la coloration par sa *quantité* ou par sa *qualité*.

Les effets dus à la quantité de nourriture sont variables suivant les espèces animales. Les *Mammifères*, par exemple, soumis à un jeûne prolongé se pigmentent ; les *Chenilles*, les *Vers de terre*, placés dans les mêmes conditions s'éclaircissent, etc. Ces différences me semblent, dans certains cas, pouvoir être attribuées à la nature du pigment. Nous savons, en effet, que les lipochromes, souvent associés aux graisses, se présentent généralement avec le caractère de matières de réserve et que les mélanines peuvent être considérées comme des produits de déchets ; on conçoit donc que les phénomènes nutritifs puissent agir, suivant les cas, d'une manière bien différente sur la production de ces deux pigments.

C'est surtout par sa qualité que la nourriture joue un rôle important dans la coloration. Son action peut être : 1° indirecte, la couleur résultante différant de celle de la matière ingérée; 2° directe, la couleur résultante étant la même que celle de la matière ingérée.

1° On a observé depuis longtemps que les *Bouvreuils*,

nourris avec du chènevis(1), prennent une coloration foncée ; que le *Serin* des Canaries passe du jaune au rouge orangé, quand on mélange à sa nourriture du poivre de Cayenne; que les *Poulets* blancs sous l'action de ce condiment se colorent partiellement en jaune, les œufs eux-mêmes (jaune) prenant une teinte rouge vif, etc. Ces transformations peuvent aussi se produire par l'intermédiaire des graisses. La coloration rouge des plumes du *Chrysotis festiva* passe au jaune orangé sous l'influence d'une graisse tirée de certains Poissons que les indigènes font ingérer à cet animal. Dans les mêmes conditions, on a obtenu avec le *Lorius garrulus* une nouvelle variété, le *Lori rajah* de l'archipel malais. Des faits analogues ont été observés chez les Papillons. Les couleurs du *Chelonia caja*, par exemple, changent suivant que l'on nourrit les Chenilles avec *Lactuca sativa* ou *Atropa belladona*. Il est même aussi des matières colorantes qui agissent sur la coloration d'une manière indirecte. Ainsi le carmin administré au *Serin* des Canaries fait virer sa couleur au blanc.

2° Le plus souvent, les matières colorantes ont une action directe. On connaît l'affinité de ces dernières pour les os et les cartilages (action de la garance, du bois de campêche chez les *Cobayes*, *Poules*, *Poissons*, *Céphalopodes*; de la racine de Lachnantes tinctoria sur le *Porc* de Virginie, etc.). Plus rarement, on a observé leur fixation dans les téguments ou leurs produits. On a pu néanmoins colorer par ce procédé les soies sécrétées par les Lépidoptères (ingestion de rouge de toluène, de bleu de méthylène, d'acide picrique chez *Attacus Orizaba* et *Bombyx mori*; Levrat et Conte [02]). Ces résultats permettent d'expliquer la coloration naturelle des soies. Guérin, Méneuville ont retrouvé le spectre de la chlorophylle dans le sang d'espèces à soie verte (*Antheræa*

(1) A cet égard, j'ajouterai une expérience effectuée par M. L. Jammes. Des *Chardonnerets* nourris par lui, avec du chènevis, prirent au bout de quelques mois une coloration entièrement blanche, alors que les témoins conservèrent leur coloration primitive.

Jama Mad.). D'après R. Dubois et L. Blanc, le pigment jaune du sang des espèces à soie jaune est identique à celui des feuilles de Mûrier. Poulton [93], dans de nombreuses expériences (larves de *Tryphœna pronuba*), a même fait apparaître et disparaître, par l'ingestion d'une nourriture appropriée (feuilles dépourvues de chlorophylle, feuilles vertes, feuilles jaunes étiolées), les pigments extrinsèques des téguments des larves des Lépidoptères (pigment vert provenant des feuilles jaunes ou vertes et pigment brun introduit provenant par oxydation du pigment vert). Ces résultats sont intéressants ; ils éclairent les rapports de coloration qui s'établissent entre les animaux et les végétaux (convergences de coloration, Voy. Seconde Partie). Ils expliquent en outre comme l'a fait remarquer Eimer [97], la formation d'espèces nouvelles, les larves de ces animaux étant obligées de s'adapter aux changements de nourriture que les circonstances leur imposent.

Influence de l'état hygrométrique du milieu sur la coloration.

Il est difficile d'apprécier l'influence de l'état hygrométrique du milieu sur la coloration; elle s'exerce, en effet, le plus souvent, concurremment avec d'autres facteurs (lumière, chaleur, etc.). Ainsi on a remarqué que, d'une manière générale, la livrée des faunes insulaires était plus sombre que celle des faunes continentales (teinte rousse des espèces des déserts, mélanisme des *Oiseaux*, des *Reptiles* et des *Insectes* de Bretagne, des Galapagos, des Hébrides, etc.). Il y aurait même un rapport entre la fréquence du mélanisme dans les espèces insulaires et les dimensions des îles qu'elles habitent (Océanie, archipel malais). Certaines espèces d'un même pays présentent des variations de coloration suivant l'humidité ou la sécheresse du climat (teinte claire de l'*Helix Nemoralis* de la vallée du Mein et teinte brun-chocolat de la même espèce dans la vallée du Rhin où le climat est plus humide;

teinte foncée des *Papillons* de la Nouvelle-Zélande pendant la saison humide, apparition des teintes claires pendant la saison sèche). Il est enfin d'observation courante que la peau exposée à l'humidité et à la macération se pigmente (pigmentation des aisselles, des organes génitaux, etc.).

J'ai essayé d'isoler expérimentalement l'action de ce facteur. J'ai soumis dans ce but, à une atmosphère progressivement desséchée, des *Rainettes* et des *Grenouilles*, animaux très sensibles, qui changent de coloration avec la plus grande facilité et dans un temps assez court, sous l'influence des agents extérieurs.

Les sujets en expérience sont placés sous une cloche dont l'atmosphère est desséchée par l'acide sulfurique. Les résultats sont les suivants :

Expériences sur la Rainette. — Au bout d'une heure d'expérience, quelques Rainettes (les plus petites) donnent des signes de souffrance; elles ne peuvent plus se tenir fixées aux parois de la cloche. On n'observe aucun changement dans la coloration.

Expériences sur la Grenouille verte. — Les sujets sont de teintes différentes (les uns clairs, les autres sombres). Au bout d'une heure et demie environ apparaissent des signes manifestes de souffrance. On constate un léger éclaircissement.

Douze heures après la fin de l'expérience, les Grenouilles présentent un éclaircissement très considérable. Cet éclaircissement dure quelques heures; la teinte habituelle réapparait ensuite.

Il ressort de ces expériences que la Rainette et la Grenouille ne sont pas également sensibles à l'état hygrométrique du milieu. Il semble que l'influence de ce dernier s'exerce avec plus de facilité sur les chromoblastes de la Grenouille que sur ceux de la Rainette. Ces différences de réaction tiennent sans doute aux modes de vie respectifs de ces animaux; il se peut, en effet, que l'action excitante de la dessiccation sur les chromoblastes se fasse sentir d'une

manière plus intense chez la Grenouille habituée à vivre dans les milieux humides que chez la Rainette qui mène une vie presque complètement aérienne. Enfin l'excitation peut persister et même s'accroître après que l'excitant a cessé d'agir. Ce phénomène n'est pas spécial à cet irritant, je l'ai en effet observé, comme nous le verrons plus loin, dans l'action de la lumière.

Donc, la dessiccation se comporte comme un excitant du chromoblaste. Les résultats, chez les animaux à changements rapides de couleurs, sont superposables à ceux que l'on observe chez les animaux à coloration fixe. Toutefois, les procédés employés, dans l'un et l'autre cas, ne sont pas absolument semblables. Dans le premier cas, en effet, les changements sont uniquement dus à l'état de contraction des chromoblastes, tandis que dans le second, ils sont le résultat de modifications plus profondes portant sur le développement même du pigment. Il n'est pas impossible, d'ailleurs, que parfois les deux procédés se combinent. Quoi qu'il en soit, il en résulte, chez les uns et chez les autres, la formation d'un écran noir absorbant quand le milieu est humide, et sa disparition quand le milieu se dessèche.

Peut-être, la formation de cet écran absorbant la chaleur est-elle en rapport avec l'évaporation. Cet écran, dont l'action est favorable à celle-ci, deviendrait nuisible quand le milieu se dessèche ; l'éclaircissement des téguments serait un moyen de défense contre l'évaporation. Suivant les circonstances et les espèces considérées, l'écran est fixe ou mobile.

Cette hypothèse me paraît préciser l'opinion vague de Smith [97] et de quelques auteurs sur les rapports du mélanisme avec l'utilisation de la chaleur solaire. Ainsi comprise elle s'applique aussi bien aux êtres supérieurs (Homme) qu'aux êtres inférieurs. Il se peut, comme l'admet cet auteur, que l'humidité joue un rôle dans le mélanisme des races humaines des régions équatoriales et des régions brumeuses où le soleil ne se montre qu'à des intervalles irréguliers comme dans les montagnes par exemple.

Influence de la température sur la coloration.

L'influence de la température ne se dégage pas toujours clairement de l'observation directe des faits. Ceux-ci, toutefois, pour être peu nombreux, n'en sont pas moins significatifs. Ainsi, Pallas a observé qu'en Sibérie le *Cheval* et la *Vache* ont une livrée plus claire en hiver qu'en été. L'*Hermine* ne revêt jamais en Angleterre une robe aussi blanche qu'en Norvège ; son changement de livrée se fait rapidement, en quelques jours, dès l'apparition du froid. Quelques Papillons (*Vanessa prorsa levana*) brunissent en été. Beaucoup (*Vanessa*, *Papilio Ajax*, *Antocharis*, *Lycœna*, quelques *Piéris*, etc.) présentent un *dimorphisme saisonnier*, si accusé que l'on a souvent pris pour des espèces différentes des individus éclos de nymphes de diverses saisons (nymphes d'hiver, nymphes de printemps et d'été). Ces faits ont été précisés par l'expérimentation, Dorfmeister [**79**], (Merrifield [**92-93**], Fischer [**95**], etc.). Merrifield a trouvé que les couleurs sont d'autant plus vives que la température est plus élevée. L'opinion de Eimer [**88**] sur l'influence du climat dans la formation des variétés de Papillon trouve ici une nouvelle application.

Chez les animaux à coloration peu variable, la chaleur provoque donc la formation de pigment, tandis que le froid détermine la diminution ou même à la disparition complète de ce dernier.

Il n'en est pas de même chez quelques animaux à changements rapides de coloration. La *Grenouille* soumise à une température assez élevée s'éclaircit. Carnot, en plaçant dans une étuve, dont la température était élevée progressivement jusqu'à 30°, deux Grenouilles, l'une claire, l'autre sombre, a vu ainsi leur teinte s'éclaircir ; mais la seconde toutefois réagit beaucoup plus lentement. Ces changements sont dus à une action chromato-constrictive de la chaleur. Il y aurait dans l'excitation un temps perdu

assez considérable pour la Grenouille dont les chromoblastes sont à moitié rétractés. J'ai répété cette expérience sur la Grenouille (*Grenouille verte*) et les Crapauds (*Crapaud commun* et *Calamite*). Les sujets sont placés dans une étuve dont l'atmosphère est maintenue humide, la température maxima ne dépassant pas 40°. Les Grenouilles vertes réagissent et présentent au bout de vingt minutes environ (en été) un éclaircissement général de leur teinte. Les Crapauds, dans des conditions d'expérience identiques, ne réagissent pas, même en prolongeant l'expérience pendant plus d'une heure. Ces différences tiennent à l'inégale sensibilité des chromoblastes de ces deux espèces de Batraciens. On sait, en effet, que les Crapauds ne présentent pas, comme les Grenouilles, des changements rapides de couleur.

Le froid produit chez la Grenouille une action inverse de celle de la chaleur. Les Grenouilles placées dans de la glace ne réagissent plus par suite de la paralysie des chromoblastes.

J'ai constaté que les chromoblastes peuvent réagir directement sous l'action de la chaleur. Un lambeau de peau de *Rainette*, fraîchement disséqué, examiné au spectrophotomètre (la peau étant maintenue humide), ne donne pas un spectre d'intensité constante par suite de l'action sur les chromoblates de la chaleur dégagée par la lampe de l'appareil ; la luminosité du spectre croît rapidement, et des mesures pratiquées dans un temps très court ne concordent pas. Il me paraît difficile dans ce cas, de faire intervenir l'action du système nerveux.

Les larves des Batraciens ne se comportent pas toujours à l'égard de cet agent de la même manière que les adultes (Fischel [**96**], Rabl [**97**], Flemming [**97**]). Flemming, en plaçant successivement les larves (de *Salamandra maculata*) dans l'eau courante (T = 6° à 7°) et dans l'eau tranquille (T = 15° à 18°), remarqua que les changements de coloration se faisaient d'autant plus difficilement que les larves avaient été soumises plus longtemps à l'influence inverse ou qu'elles étaient plus

âgées. Ces changements ont une tendance à devenir permanents.

Il se peut que les différences dans l'action de la chaleur et du froid sur les adultes et sur les larves des Batraciens, tiennent en partie à ce que chez les premiers ces agents se comportent comme de simples excitants des chromoblastes, tandis que chez les seconds ils agissent sur la formation même du pigment. La persistance des résultats obtenus dans les expériences sur les larves tendraient à le prouver; nous avons vu d'autre part que ces agents n'ont aucun effet, tout au moins dans les expériences de courte durée, chez les Batraciens à chromoblastes peu sensibles (Crapauds). On peut ainsi s'expliquer les divers modes de réaction des téguments à un même excitant et les conséquences qui en résultent pour la coloration. Nous verrons que ce n'est pas là un fait isolé, car nous retrouvons ces particularités dans l'influence de la lumière sur la coloration.

Influence de la lumière sur la coloration.

L'influence de la lumière sur la coloration, comme l'a fait très justement observer M. Giard, a presque toujours été insuffisamment étudiée, le problème ayant été mal posé par la plupart des chercheurs. Ainsi s'expliquent les résultats contradictoires des premiers expérimentateurs : Paul Bert d'une part, Semper et Kölliker d'autre part. Les facteurs secondaires et la nutrition, l'hérédité sont, en effet, autant d'agents susceptibles de modifier l'action de la lumière. Il faut donc chaque fois tenir compte de la part qui revient à chacun d'eux.

L'influence de la lumière sur la coloration, ressort de nombreux faits d'observation directe et d'expérimentation.

1° *Les animaux exposés à la lumière se pigmentent et réciproquement les animaux placés à l'abri de cet agent se dépigmentent.* — On sait que, d'une manière générale, les races

humaines et animales sont d'autant plus colorées qu'elles sont plus voisines de l'équateur. Toutefois, les Yuracaris, par exemple, qui habitent des régions chaudes, ont le teint décoloré; mais ils vivent dans d'épaisses forêts où le soleil ne pénètre jamais. Les sujets peu pigmentés des races du Nord brunissent dans les pays chauds; le teint rosé des Anglais, passe au rouge-brique sous le soleil de l'Égypte et de l'Inde. Ces transformations peuvent se produire dans un temps assez court; ainsi Pruner-bey vit son teint brunir et ses cheveux foncer notablement après un séjour de trois mois en Arabie. Langsdorf rapporte qu'un matelot anglais qui habitait depuis plusieurs années l'île de Noukahiva était devenu tout à fait semblable aux Polynésiens. Les Hindous, les Bicharis, les Maures, quoique de race blanche, sont parfois plus pigmentés que les Nègres. Le même fait s'observe, dans nos pays, chez les sujets particulièrement exposés par leur profession à l'action de la lumière (soldats, mariniers, manouvriers, etc.). Les mineurs et les sujets, qui mènent une vie sédentaire ont au contraire le teint peu coloré. On a aussi remarqué que les Nègres qui viennent s'établir dans nos contrées se décolorent légèrement. Ils sont d'ailleurs très peu pigmentés à la naissance et se rapprochent beaucoup à ce moment des jeunes de la race blanche. La pigmentation n'apparaît chez eux qu'au bout d'un certain temps et augmente avec l'âge. Il faut toutefois remarquer que dans ce cas la lumière n'est pas seule en jeu, l'hérédité intervient. Nous savons aussi qu'il y a, d'autre part, une question de terrain, qui peut expliquer dans une certaine mesure l'inégalité d'action de la lumière, dans les divers cas. L'influence du terrain se fait sentir ici comme d'ailleurs dans l'action de tous les facteurs qui agissent sur la pigmentation.

C'est surtout par l'étude des formes soustraites par leur mode de vie à l'action de la lumière, que l'on peut mettre en évidence les rapports qui unissent cette dernière à la pigmentation. Les observations faites sur la *faune obscuricole*

ont été le point de départ de nombreuses expériences. On doit tout d'abord distinguer les animaux de la faune obscuricole des animaux nocturnes. Ces derniers (quelques Oiseaux de proie, certains Papillons, etc.) ne sont pas complètement privés de lumière. Leurs modifications sont plutôt d'ordre physiologique, que d'ordre anatomique. Ces modifications sont donc moins profondes que dans les formes de la faune obscuricole. La faune obscuricole est très hétérogène; elle renferme des formes très différentes appartenant aux divers embranchements du règne animal, excepté toutefois aux plus élevés de la série (Reptiles, Oiseaux et Mammifères). Elle comprend : la faune des cavernes ou *faune cavernicole*, la faune des grands fonds marins ou *faune abyssale*, et les *parasites internes*.

Paul Bert [78], l'un des premiers auteurs qui aient établi expérimentalement l'action de la lumière sur la pigmentation, a observé que les *Axolotls* prennent à l'obscurité une teinte plus claire. Les *Protées*, Batraciens apodes des cavernes de la Carniole, ont les téguments pâles; leur décoloration est d'autant plus accusée que l'obscurité est plus complète. Placés à la lumière, ils se pigmentent; mais cette pigmentation, comme l'a remarqué M. Giard, n'apparaît pas chez tous avec une égale intensité. Nous retrouvons ici l'influence du terrain. J'aurai l'occasion de venir sur cette question déjà soulevée à propos des pigmentations pathologiques dans la seconde partie de ce travail.

Viré [00], reprenant les travaux de Packard sur la faune des cavernes d'Amérique, a étudié ces phénomènes de décoloration sur les espèces qui habitent les catacombes creusées dans le sous-sol de Paris (*Gammarus puteanus*, *Niphargus puteanus*, etc.). Le *Gammarus puteanus*, par exemple, qui est vert grisâtre à la lumière, se décolore dans les catacombes. Au bout de onze mois, il commence à présenter une dépigmentation partielle. La disparition du pigment précède celle des yeux.

List [99] a observé une dépigmentatlon chez les Lamelli-

branches (*Mythilus* et *Lithodomus*) des grottes du golfe de Naples et des caves et des conduits d'eau de mer de la station zoologique. Des échantillons décolorés de *Lithodomus dactylus* placés dans un aquarium exposé à la lumière commencent à se pigmenter au bout de quatre semaines. Après une année d'expérimentation, la pigmentation a envahi toutes les parties éclairées. Ce ne serait donc pas, dans ce cas, d'après List, l'action de l'oxygène qui provoquerait la pigmentation comme le prétend Faussek [98], mais bien l'influence prépondérante de la lumière.

Les formes bien colorées qui ne sont pas rares dans la faune abyssale (Coralliaires, Échinodermes, Poissons) semblent constituer une exception à cet égard. Quelques auteurs même (Semper) en firent un argument contre les idées de Paul Bert sur l'importance de la lumière dans la pigmentation. Cette exception n'est qu'apparente. La lumière, en effet, n'est pas complètement absente dans le milieu qui abrite cette faune. Des radiations lumineuses et chimiques (violettes et ultra-violettes) pénètrent très profondément, et nous verrons plus loin que ce sont précisément ces radiations qui jouent le rôle le plus actif dans la pigmentation. Enfin ces régions sont éclairées par les lueurs phosphorescentes qu'émettent les représentants de cette faune.

Les parasites internes (*Douves*, *Tœnias*, *Ascaris*, *Oxyures*, *Filaires*, etc.) ne présentent jamais de pigments dans leurs téguments. On sait pourtant que les formes libres des Vers en sont abondamment pourvues.

2° *Les parties les plus exposées à la lumière sont les plus pigmentées.* — Chez l'*Homme*, le visage, la face dorsale des mains, les bras (dans certaines professions) exposés à l'air libre sont plus pigmentés que les autres parties du corps. La face dorsale des animaux est généralement plus colorée que la face ventrale (*Poissons*, *Batraciens*, *Oiseaux* et *Mammifères*). Il en est de même pour la coquille des Mollusques; la partie tournée vers la lumière est colorée,

celle qui est tournée vers le sol est incolore (*Gastéropodes*, *Spondyles*, *Pectens*, *Pleuronectes*, etc.).

Lorsque les rapports sont renversés, c'est encore la spire qui est le plus exposée à la lumière, qui a les couleurs les plus vives. Chez les *Remoras*, qui vivent fixés à des corps flottants en tenant leur face ventrale en haut, c'est cette dernière qui est surtout pigmentée. Les plumes des *Oiseaux* ne sont pas également colorées dans toutes leurs parties ; on sait qu'elles s'imbriquent à la manière des tuiles d'un toit, les parties colorées correspondent précisément à celles qui ne sont pas recouvertes. De même dans la coquille des Mollusques, chez l'*Huître* par exemple, les portions des couches conchyoligènes découvertes ont une couleur gris brunâtre ; celles qui sont à l'abri de la lumière sont incolores (1). Enfin l'expérimentation a précisé ces rapports. Pouchet [**72**] et Cunningham [**93**], en changeant expérimentalement les conditions d'éclairement dans lesquelles sont placés les *Poissons plats*, ont pu faire varier le siège de la pigmentation. La face latérale de ces Poissons, orientée vers la lumière, est plus pigmentée que celle sur laquelle ils sont couchés. En éclairant exclusivement cette dernière, le pigment ne tarde pas à y apparaître. Dutartre [**93**], en soumettant à l'action de la lumière la peau du ventre de la *Grenouille*, a pu également déterminer une pigmentation plus intense.

Les modifications rapides et passagères, provoquées par la lumière dans les formes qui ont la propriété de changer de couleur ne sont pas comparables aux précédentes. Elles ne portent que sur la répartition du pigment contenu dans les chromoblastes et non sur sa formation, tout au moins quand l'action de la lumière n'est pas trop longtemps prolongée. Dans ce cas, en effet, il se peut qu'en outre de son action

(1) Les différences de couleurs entre les parties superficielles et les parties profondes des coquilles ont fait utiliser ces dernières dans l'industrie des camées (dits camées coquilles), le dessin sculpté dans la couche blanche se détache sur la couche rosée mise à nu.

excitante sur les chromoblastes, la lumière détermine de nouvelles formations pigmentaires.

La lumière comme la chaleur a une action chromato-constrictive sur les chromoblastes. Il est d'observation courante que les Grenouilles placées dans un aquarium obscur ont une teinte plus sombre que celles qui sont exposées à l'action de la lumière. Carnot [96], ayant placé à l'obscurité complète deux Grenouilles, l'une claire, l'autre foncée, a vu qu'elles tendent à prendre une coloration intermédiaire.

Les *Rainettes* sur lesquelles j'ai expérimenté ne donnent pas de résultats faciles à apprécier. Il en est bien qui prennent à l'obscurité une teinte plus sombre, mais les différences qui les séparent des animaux témoins sont peu tranchées. La région céphalique est celle où ils sont le plus nets. J'ai cherché, en outre, si la présence de plantes vertes dans le milieu obscur où étaient enfermés les sujets avaient quelque influence, comme l'a prétendu Bimmermann [92]; les résultats sont très peu concluants. Tous les sujets en expérience ne réagissent pas, en effet, avec la même facilité. Peut-être s'agit-il là d'influences antérieures qui modifient leur sensibilité. J'ai observé, en outre, que les sujets replacés dans les conditions ordinaires, parmi leurs congénères s'en distinguent au bout de quelques heures par une teinte beaucoup plus sombre. Ce phénomène rappelle ce qui se passe chez les Grenouilles soumises à l'action d'un milieu desséché. Cette teinte vert-olive des Rainettes persiste même deux ou trois jours après l'expérience.

Les résultats sont beaucoup plus nets avec les Poissons. C'est sur ces animaux qu'ont été faites, d'ailleurs, les expériences de Pouchet. En les répétant sur le *Goujon* j'ai observé [99] que les sujets placés dans un cristallisoir exposé au soleil, prennent en quelques heures (en été) une coloration très claire. Les différences qui s'établissent entre cette coloration et la teinte primitive deviennent très appréciables si l'on met dans le même récipient des Goujons aveuglés. Ceux-ci ne réagissant plus à la lumière, les diffé-

rences qui les séparent des autres sont de même ordre que celles qui distinguent les sujets exposés à la lumière de ceux qui sont placés à l'obscurité.

Les larves de Batraciens dont les modes de réaction sont si variables, comme nous l'avons déjà vu pour les autres facteurs, donnent encore ici des résultats contradictoires. Les larves de *Grenouille*, d'après Hermann, Carnot [96], de *Salamandra maculosa*, d'après Fischel [96] et Flemming [97], réagissent en sens inverse de l'adulte; Boulenger [97] conclut dans le même sens pour les larves de Batraciens, sauf pour les têtards de *Bufo* et de *Rana temporaria*. D'autre part, les résultats de Chiarugi et Livini [97] ne concordent pas avec ceux de Hermann et de Flemming. Il semble que chaque espèce réagisse à sa manière.

La lumière n'est pas d'ailleurs le seul facteur qui ait une action dans la pigmentation. Il y a, en outre, comme nous avons eu souvent l'occasion de le constater, l'influence du terrain dont on doit tenir compte. Les larves des Batraciens sont, en effet, très différentes par leur coloration. Les têtards de Crapauds, par exemple, sont complètement noirs, ceux des Grenouilles ont une teinte jaunâtre, et pourtant ces animaux se développent dans des conditions d'éclairement à peu près semblables. Les larves de ces deux espèces élevées dans des aquariums également exposés à la lumière, gardent leurs différences respectives de coloration. Il est donc rationnel d'admettre que d'autres facteurs (hérédité, etc.) interviennent. Nous savons encore trop peu de choses sur ces questions de terrain pour nous expliquer les divers modes de réaction.

En résumé, la lumière exerce une influence favorable sur le développement du pigment. Elle a, en outre, une action chromato-constrictive sur les chromoblastes des animaux qui offrent des changements de coloration rapides et passagers. Son action sur les larves de quelques-uns de ces derniers (Batraciens) n'est pas encore définitivement établie; elle semble variable avec les espèces.

INFLUENCE DES RADIATIONS MONOCHROMATIQUES SUR LA COLORATION

Procédés d'isolement des radiations monochromatiques.

On sait que la lumière blanche, dont nous connaissons l'action sur la coloration, n'est pas une lumière simple, mais qu'elle résulte du mélange, en proportions convenables, de radiations correspondant à un nombre de vibrations par seconde bien déterminé. Les radiations simples ou monochromatiques ne se rencontrent presque jamais à l'état isolé dans la nature. La couleur des corps, en effet, est rarement pure; elle est formée par le mélange, en proportions variables, de radiations simples. Aussi est-on obligé, pour étudier l'action des radiations monochromatiques, de mettre en œuvre des procédés particuliers destinés à les isoler.

Je classerai ces procédés en deux catégories : 1° les uns consistent à faire agir directement sur les téguments les radiations que l'on veut étudier : *méthode directe*; 2° les autres, qui n'ont pas encore été employés et que je crois devoir signaler ici, consistent à éliminer précisément la radiation dont on veut connaître l'action. Elle mérite d'être qualifiée de *méthode indirecte* ou encore de *méthode par l'absurde*.

1° *Méthode directe.* — La méthode directe comprend deux sortes de procédés : *a*) le *procédé des écrans monochromatiques* ou plus exactement des *écrans pseudo-monochromatiques*, et *b*) le *procédé des spectres*.

a) *Procédé des écrans monochromatiques ou pseudo-monochromatiques.* — Ce procédé consiste à décomposer la lumière blanche en lui faisant traverser des corps colorés transparents, absorbant une catégorie, aussi restreinte que possible, de radiations connues. La lumière émergente est uniquement formée des radiations non absorbées. Dans son spectre, on constate, en effet, l'absence ou l'extrême faiblesse de certaines radiations. Au contraire, les radiations qui répondent à la couleur du corps coloré ont une intensité beaucoup moins modifiée.

Si l'on mélange deux liquides colorés, n'exerçant entre eux aucune action chimique, chacun d'eux absorbe séparément un groupe de radiations déterminées; la lumière émergente est uniquement composée des radiations qui n'ont été absorbées par aucun des deux liquides. Ainsi, par exemple, le mélange d'un liquide bleu (absorbant particulièrement les radiations bleues) et d'un liquide jaune (n'éteignant pas la lumière jaune) donne un liquide laissant passer les radiations vertes.

On peut composer des liquides isolant des groupes de radiations possédant au maximum l'une des propriétés des radiations spectrales. On sait, en effet, que celles-ci ne sont pas uniformément répandues dans les diverses parties du spectre (prédominance des propriétés calorifiques dans la partie la moins réfrangible du spectre, prédominance des propriétés chimiques dans la partie la plus réfrangible).

Le principe est le même pour les verres colorés. Mais ceux que l'on trouve dans le commerce sont très peu monochromatiques; le verre vert laisse passer tout le spectre à partir du jaune; le meilleur d'entre eux, le verre rouge, laisse passer, en outre du rouge de diverses longueurs d'onde, l'orangé et une partie du jaune.

On peut employer, comme écrans monochromatiques (1) plus satisfaisants, l'écran vert de Crova et l'écran rouge de MM. Camichel et Jammes, que j'ai employés concurremment dans mes expériences.

L'écran vert de Crova [85] est formé par le mélange de chlorure de nickel cristallisé et de perchlorure de fer, en solution aqueuse (2). La solution de chlorure de nickel absorbe particulièrement l'extrémité rouge du spectre et la solution de perchlorure de fer l'extrémité bleue. Le mélange laisse

(1) On trouvera dans le traité d'Optique de M. Dufet, publié sous les auspices de la Société française de physique, la composition de quelques autres écrans monochromatiques.

(2) Ce liquide doit être préparé dans les conditions suivantes :

Le chlorure de nickel doit être pur et cristallisé; de même le perchlorure de fer doit être également pur et anhydre. Il est bon de se servir de perchlorure sublimé, les solutions de perchlorure étant presque toujours très acides et sujettes à se réduire facilement à l'état de perchlorure vert, au contact des matières organiques ou des poussières de l'air. Cette réduc-

passer les radiations comprises entre $0^{\mu},636$ et $0^{\mu},534$. L'absorption varie avec l'épaisseur de l'écran et la température. Cette dernière a, en effet, une action sur le pouvoir absorbant du perchlorure de fer.

Les écrans monochromatiques rouges, proposés par MM. Camichel et Jammes [01], consistent en solutions d'indophénols qui ne laissent passer dans les conditions ordinaires que les radiations comprises entre les raies A et C du spectre solaire. J'ai employé, dans mes expériences, une solution aqueuse de fuschine réalisant ces conditions.

Les écrans bleus et violets sont bien moins satisfaisants. Le liquide cupro-ammoniacal ou bleu céleste, dont je me suis servi pour isoler les radiations de la partie la plus réfrangible du spectre, est loin d'être rigoureusement monochromatique. Il laisse, en effet, passer, en outre de l'ultraviolet, du violet et du bleu, le vert et même une partie du jaune. C'est donc de tous les écrans que j'ai employés le moins monochromatique.

Ces écrans liquides sont placés dans des récipients de forme appropriée. Je décrirai plus loin ceux que j'ai imaginés. Lord Rayleigh a proposé de les incorporer à des liquides solidifiables et transparents, tels que le collodion, et de les déposer sur des lames de verre (parois d'aquarium, etc.).

On peut obtenir des sources de lumière monochromatique par l'emploi de flammes colorées. Ce procédé consiste à colorer la flamme d'un bec de gaz en projetant des poudres métalliques. Avec le thallium, par exemple, on a une flamme verte ; avec le lithium, une flamme rouge ; avec le

tion change complètement la nature des radiations transmises. La solution est ainsi formulée par Crova :

Perchlorure de fer anhydre sublimé.....	$22^{gr},321$
Chlorure de nickel cristallisé.....	$27^{gr},191$

que l'on fait dissoudre dans l'eau distillée. Le volume de la solution est amené à 100 centimètres cubes à la température de 15°. La solution dans l'eau distillée, dans les proportions indiquées, est alors portée à l'ébullition et saturée de chlore après refroidissement ; le volume initial est rétabli par l'addition convenable d'eau distillée récemment bouillie et refroidie. Le liquide doit être immédiatement enfermé.

sodium, une flamme jaune, etc. Il est ainsi possible d'isoler des radiations rigoureusement monochromatiques. Pour obtenir une intensité suffisante, il n'y aurait qu'à employer une série de becs de gaz munis chacun d'un dispositif permettant de faire arriver dans la flamme le sel qui la colore. Ce procédé est susceptible de rendre, dans certains cas, de grands services.

Critique du procédé des écrans monochromatiques. — Les expériences faites à l'aide d'écrans monochromatiques ou pseudo-monochromatiques sont entachées d'une cause d'incertitude. Il faut remarquer, en effet, que même si l'on place les divers sujets avec leurs écrans, dans des conditions identiques d'éclairement, la concentration des dissolutions des mélanges adoptés modifient, d'une façon variable et inconnue, la quantité de lumière qui tombe sur les sujets. Il faudrait avoir une commune mesure pour apprécier l'énergie de ces diverses radiations et rendre les expériences comparables. Une même quantité d'énergie peut, en effet, produire des effets totalement différents suivant la longueur d'onde que présente cette énergie (1).

(1) La démonstration en a été donnée par Langley [89].

« *L'effet visuel produit par toute quantité constante d'énergie varie énormément selon la couleur de la lumière en question.* Il varie considérablement entre des yeux que l'on peut d'ordinaire considérer comme des yeux normaux, mais une moyenne donne le résultat proportionnel suivant, pour sept points du spectre normal, dont les longueurs d'onde correspondent approximativement à celles des divisions de couleurs ordinaires. Dans ce résultat, l'unité est la quantité d'énergie nécessaire pour nous faire voir de la lumière dans le cramoisi du spectre près de A, et les six longueurs d'onde données d'abord correspondent approximativement aux six couleurs : violet, bleu, vert, jaune, orangé, rouge.

Couleur.	Violet.	Bleu.	Vert.	Jaune.	Orangé.	Rouge.	Cramoisi.
Longueur d'onde..	0,40	0,47	0,53	0,58	0,60	0,65	0,7
Luminosité (effet visuel).....	1 600	62 000	100 000	28 000	14 000	1 200	1

« Puisque nous pouvons reconnaître une couleur encore plus foncée que ce cramoisi, il paraît que la même quantité d'énergie peut produire, dans une couleur du spectre, 10 000 fois au moins l'effet visuel qu'elle produit dans une autre, et que la force vive des ondes dont la longueur est 0μ,75 arrêtée par la rétine ordinaire, représente le travail dont l'accomplissement donne lieu à la sensation d'une lumière cramoisie, travail qui est de 0,0000000000003 de cheval-vapeur, ou environ 0,001 d'erg, tandis que la sensation du vert peut être produite par 0,00000001 d'erg. »

b) *Procédé des spectres.* — Le procédé des spectres est un procédé précis, que l'on peut reproduire dans des conditions identiques. Il consiste à faire tomber sur les sujets en expérience un spectre obtenu à l'aide d'un appareil dispersif quelconque. Les diverses radiations prises de la lumière solaire ont, après leur dispersion, des intensités connues. On peut employer indifféremment un *spectre prismatique* (obtenu à l'aide d'un prisme) ou un *spectre de diffraction* encore appelé *spectre normal* (donné par les réseaux).

Le *spectre prismatique* a un inconvénient. Par suite, en effet, de l'inégalité de la dispersion, les radiations peu réfrangibles (rouge, orangé, jaune) sont très rapprochées tandis que les autres (bleu, violet) sont très étalées. Dans le *spectre normal* (obtenu à l'aide d'un réseau formé d'un système de stries très fines, parallèles entre elles, à des distances égales, et de l'ordre de la longueur d'onde), la disposition des radiations répond à leurs longueurs d'onde (la région du rouge est plus étalée, celle du bleu plus réduite; le jaune occupe à peu près le milieu du spectre).

J'ai employé dans mes expériences le dispositif suivant (Camichel et Jammes [**01**]).

Un héliostat dirige constamment vers le soleil la fente d'un spectroscope. L'oculaire de la lunette astronomique étant enlevé, on place dans le plan focal de celle-ci un diaphragme percé d'une fente parallèle à l'arête du prisme et à la fente du collimateur. Cette fente isole dans le spectre la radiation que l'on veut expérimenter. Cette radiation s'étale au delà en un faisceau divergent dans lequel on place le sujet en expérience.

Ce dispositif ne convient que pour les expériences de courte durée. Dans une même journée, en effet, l'expérience est soumise à des intermittences, le spectre disparaissant dès que le soleil est caché par les nuages. Pour les expériences de plus longue durée, ou lorsque le temps ne le permet pas, on remplace la lumière solaire par une source

lumineuse artificielle, l'arc voltaïque par exemple. Les sujets sont ainsi soumis à une influence constante.

2° *Méthode indirecte ou méthode par l'absurde.* — Comme il est difficile de reproduire des radiations monochromatiques de grande intensité, nous avons pensé avec M. Camichel qu'il serait peut-être intéressant d'aborder le problème par une méthode en quelque sorte inverse, c'est-à-dire d'éclairer le sujet en expérience avec une lumière comprenant un grand nombre de radiations et où manqueraient seulement une ou plusieurs couleurs bien définies. On sait que certains corps, certaines vapeurs, présentent un spectre d'absorption ayant des bandes extrêmement fines, par exemple des verres de cobalt, des vapeurs d'acide hypoazotique, d'iode, etc. Il y aurait lieu ensuite de rechercher si les radiations qui manquent ont traduit de quelque façon leur inexistence. Ces procédés constituent une méthode d'expérimentation *par l'absurde.*

Expériences sur l'action des radiations monochromatiques.

De nombreuses expériences ont établi que la lumière blanche dont nous connaissons l'action favorable sur la formation du pigment doit cette propriété aux seuls rayons chimiques. Paul Bert [**78**], sur l'*Axolotl*, a remarqué que la lumière orangée se comportait comme l'obscurité tandis que la lumière bleue agissait comme une lumière blanche intense. Les expériences les plus nombreuses et les plus démonstratives ont eu pour point de départ des faits tirés de la pathologie. On a observé, en effet, que l'*érythème solaire*, inflammation de la peau suivie de pigmentation, due à l'action des rayons solaires pouvait se produire dans des circonstances où les effets des rayons calorifiques étaient complètement négligeables. L'érythème solaire est en effet fréquent chez les voyageurs qui parcourent les régions glacées (explorateurs, touristes des glaciers, etc. — Hammer [**91**]) ; la lumière réfléchie par la glace vient frapper

le visage et détermine de l'érythème à la partie inférieure du nez et du menton. La température ne saurait intervenir dans ce cas. Des accidents analogues à l'érythème solaire, mais provoqués par la lumière électrique (soudures électriques) ont été signalés par quelques auteurs (Defontaine [88], Maklakow [89], etc.). Certains d'entre eux font remarquer qu' « on ne peut mettre en question l'action des radiations calorifiques, car les foyers électriques sont forts peu échauffants » (Defontaine). L'emploi de verres d'urane, d'autre part (qui ne laissent pas passer les radiations chimiques), mettent à l'abri de l'érythème électrique. Il est juste de reconnaître d'ailleurs que Charcot avait déjà pensé que l'érythème solaire était en rapport avec la présence des rayons chimiques. Enfin la vérification expérimentale a été faite par Widmarck [88, 89]. Ce dernier reproduisit les effets de l'érythème en soumettant un Cobaye à l'action des radiations violettes et ultra-violettes fournies par une lampe à arc (de 1 200 becs Carcel) ; les rayons calorifiques étaient éliminés par l'interposition d'une épaisse couche d'eau. Ces expériences ont été répétés par Möller [00] qui a en outre noté les diverses phases du phénomène suivant l'intensité de l'agent irritant. Avec une intensité très faible, les rayons chimiques agissant pendant une heure, il se produit, de quinze à dix-huit heures après l'expérience, une simple hyperémie. Si l'intensité des rayons augmente, l'hyperémie apparaît plus rapidement et, quelques jours après, la rougeur est remplacée par une tache pigmentée. Enfin, avec une intensité encore plus grande, il se produit de petites hémorragies et de la vésication, phénomènes rappelant les dermatites propres aux régions glacées. Les rayons chimiques ne pénètrent jamais à une grande profondeur ; les troubles nerveux du coup de soleil ne sauraient donc leur être imputés ; ces derniers sont provoqués par la chaleur. Les érythèmes dus à la chaleur et au froid présentent quelques différences avec l'érythème solaire et électrique. L'hyperémie des érythèmes calorifique et *a frigore* apparaît et disparaît

avec la cause qui les produit sans laisser de traces à sa suite Ce sont donc bien, comme concluait Hammer [91] au deuxième Congrès de dermatologie de Leipzig (1891) les rayons chimiques qui doivent être incriminés dans la production de l'érythème solaire. Il est enfin intéressant de noter que cette affection a une prédilection particulière pour certains téguments. L'érythème que l'on observe si fréquemment dans la *pellagre* n'est autre chose qu'un érythème solaire se développant sur un terrain favorable. On sait que la pellagre est une intoxication déterminée par l'ingestion de maïs altéré. Cette intoxication crée une prédisposition particulière aux altérations photo-chimiques. On retrouve cette prédisposition (pseudo-pellagres ou pellagroïdes) chez les aliénés, les paralytiques généraux et les cachectiques (tuberculeux, brightiques, dysentériques, alcooliques, etc.). De même les pustules de la *variole* sont influencées par les radiations chimiques. En les éliminant, suivant la méthode de Finsen (1), par des carreaux rouges, des rideaux de même couleur ou l'obscurité, on prévient la suppuration des vésicules même dans les cas de variole confluente (2). L'action nocive des radiations chimiques se manifeste, en outre, par des éruptions variées telles que l'*eczéma solaire* (éruption prurigineuse estivale), l'*hydroa æstivale* (maladie grave caractérisée par des efflorescences typiques), le *xeroderma pigmentosum* (maladie familiale se présentant chez

(1) Cette méthode thérapeutique ou *photothérapie* est applicable à diverses affections cutanées : *lupus*, *eczéma chronique*, *alopecia areata*, etc. Mais dans ces cas on utilise plutôt l'action modificatrice, altérante, des rayons chimiques sur les formations pathologiques que leurs propriétés bactéricides comme on l'avait cru tout d'abord. Dans cette méthode on emploie la lumière de l'arc voltaïque dont on élimine les rayons calorifiques par l'interposition d'une couche d'eau courante; on ischémie le territoire sur lequel on opère par pression, le sang formant un écran arrêtant les rayons chimiques.

(2) La méthode de Finsen est pratiquée depuis un temps immémorial par les Chinois et les Annamites. Les petits manuels populaires conseillent, en effet, de placer les varioleux dans une chambre peu éclairée. Les pustules sont traitées par une matière rouge, la carthamine, extraite du *Carthamus tinctorius* (Regnault [02]).

l'enfant, sous l'aspect d'une insolation et entraînant à la longue une altération profonde de la peau).

Les radiations chimiques, à l'exclusion des autres radiations de la lumière blanche, sont donc susceptibles de déterminer des modifications profondes dans les téguments (érythèmes, éruptions) aboutissant à la formation de pigment. L'apparition de ce dernier est en outre liée à certaines conditions créant une prédisposition spéciale.

L'influence des rayons chimiques a été étudiée chez divers animaux. Les Insectes notamment ont donné lieu à de nombreuses recherches. Beaucoup de Chenilles présentent des cas d'homochromies remarquables. Mais une partie de ces derniers doit être rattachés à la nutrition (Voy. p. 381); l'autre ressortit à l'influence de la lumière.

L'action de cette dernière est complexe et dépend de la nature des rayons agissant. Il y aurait même, d'après les travaux de Poulton [**89**], confirmés par Merrifield [**96**] et Schröder [**96**], une relation entre la nature de la radiation impressionnante et la couleur du pigment résultant. Des chenilles, dont les teintes sont très variées à l'état libre (*Vanessa Io*, *Vanessa urticæ*, *Eupithecia oblongata*, *Eupithecia centaureata*, *Saturnia carpini* ou petit Paon de nuit, *Smerintus ocellatus*, *Rumia cratægata*, *Pieris brassicæ*, etc.), placées dans des boîtes tapissées de papiers de diverses couleurs, donnent des chrysalides reproduisant les teintes de ces papiers. Il faut toutefois que ces dernières rappellent les couleurs habituelles du milieu dans lequel se trouvent ordinairement ces animaux; sinon elles n'agissent que par leur luminosité propre. La couleur n'impressionne la chenille que quelques heures avant sa transformation en chrysalide. Les modifications de coloration se produisent en l'absence des sensations visuelles ; elles apparaissent en effet de la même manière chez les chenilles dont les yeux sont recouverts d'un vernis opaque. On a cherché à expliquer le mécanisme de ces changements de couleur. D'après une hypothèse ancienne et très séduisante émise par T. W.

Wood, en 1867, la peau de ces larves serait sensible, à la manière d'une plaque photographique. Cette opinion fut combattue par Meldola (1873), et plus tard par Poulton. Certains auteurs nient toute intervention directe du milieu et font jouer un rôle prédominant à la sélection naturelle. Poulton, ayant remarqué que l'influence du système nerveux devait être invoquée dans beaucoup de cas, se rallia aux idées de Meldola [96]. Le célèbre physicien (1) Otto Wiener [95], dont les travaux sur la photographie des couleurs sont bien connus, a rapproché de nouveau ces phénomènes d'adaptation des expériences faites dans cet ordre d'idées. Il distingue deux procédés de photographie des couleurs : l'un obtenu par les phénomènes d'interférence, donnant des couleurs d'apparence (procédé Lippmam); l'autre par des couches sensibles, qui ont la propriété de prendre la couleur de la lumière qui les impressionne et donnant des couleurs réelles ou couleurs d'absorption (procédé Poitevin). Dans ce dernier procédé on utilise les propriétés de certains sels d'argent (photo-sels de Carey Lea), tels que le chlorure d'argent, susceptibles de donner sous l'action de la lumière des combinaisons colorées offrant une gamme de teintes variées. On peut toutefois se demander comment il se fait que la couleur de la surface sensible soit la même que celle des rayons impressionnants. Voici qu'elle est l'explication qu'en donne Wiener : « Sur ces couches sensibles si ondoyantes, la lumière qui exercera le moins une action modifiante ou destructive sera celle qui sera le moins absorbée, le plus complètement renvoyée par réflexion ou diffusion. Si l'on fait tomber de la lumière rouge sur une plaque colorée en vert, la couche absorbe le rouge, et elle est modifiée par l'action de cette lumière; sa composition ou sa couleur change. Si elle est rouge, au contraire, elle renvoie, sans l'absorber, la lumière rouge,

(1) On trouvera un résumé des travaux d'Otto Wiener dans le petit traité : « Photographie des Couleurs », par L.-P. Clerc. *Encyclopédie scientifique des Aides-Mémoires* et dans l'article de Brunhes [95].

et, par suite, n'est pas modifiée par elle. La seule couleur stable, celle qui pourra seule durer dans une pareille couche exposée à des rayons rouges, ce sera le rouge. » (Clerc, p. 101.) Wiener désigne de telles couches sous le nom de couches *chromo-sensibles*. Il pense que les phénomènes d'adaptation si curieux des Insectes peuvent être expliqués par la présence dans leurs téguments d'une couche chromosensible semblable. Il s'est demandé même si, dans certains cas, il ne se produirait pas un véritable transport à distance de l'action lumineuse. « Faut-il penser que l'action de la lumière sur la peau détermine un influx nerveux, analogue à un courant électrique et qui va produire la même décomposition dans toutes les cellules de la peau ? Il y aurait alors un transport de l'action lumineuse à distance comparable à celui qui a pour objet le problème de la vision ou de la photographie à distance par l'électricité. » (Brunhes [95].) Poulton, en effet, a remarqué que la Chenille du *Papilio Nireus* placée entre deux corps différemment colorés, prend une teinte intermédiaire entre les couleurs extrêmes de ces corps.

Les expériences sur les Insectes se sont multipliées, mais il ne semble pas que la question ait avancé beaucoup. Les résultats obtenus par les divers auteurs sont contradictoires. Pour quelques-uns (Kathariner [00]), il n'y aurait pas de lois bien nettes, les effets seraient très variables suivant les individus. D'autres, comme Bordage [99-00], nient les phénomènes d'homochromie de beaucoup de Chrysalides et de Papillons, « la couleur varie suivant les individus, mais lorsqu'il y a similitude entre le support et la Chrysalide, il s'agit d'une simple coïncidence ». Les expériences des auteurs ne sauraient d'ailleurs être comparées, les conditions dans lesquelles ils se sont placés n'étant nullement semblables. Pour être définitivement fixé, au lieu de se borner à employer de simples papiers de couleurs, il faudrait avoir recours à des moyens précis d'investigation (écrans monochromatiques, spectres, procédés indirects, etc.).

L'action des radiations monochromatiques a été étudiée

également chez les animaux à changements rapides de couleur, comme le Caméléon, les Grenouilles, etc. On ne saurait toutefois comparer leur action chez ces animaux, à celle qu'elle produit dans les téguments des formes à coloration fixe, comme les Insectes par exemple. Les modifications sont bien moins profondes ; elles portent surtout sur la répartition du pigment réglée elle-même par l'état des chromoblastes et s'effectuent presque exclusivement par l'entremise du système nerveux.

D'après Paul Bert [**75**] et Hoppe-Seyler [**81**], les rayons calorifiques, rouges, orangés, jaunes, n'influencent pas les chromoblastes du Caméléon ; seuls les rayons chimiques, bleus et violets, provoquent leur dilatation. En éclairant l'une des faces du Caméléon à la lumière bleue et l'autre à la lumière rouge, Paul Bert aurait vu la première prendre une teinte noirâtre et la seconde garder sa coloration claire primitive.

Chiarugi et Livini [**97**] ont constaté dans des expériences sur *Rana temporaria* que la lumière rouge se comportait comme l'obscurité, tandis que la lumière violette agissait comme la lumière blanche.

J'ai repris ces expériences [**02***b*] en me mettant dans des conditions d'observation aussi rigoureuses que possible. Pour les expériences de courte durée, j'ai employé la méthode des spectres, la plus satisfaisante, comme nous le savons. Le Caméléon (*Chamæles vulgaris*), à cause de ses changements rapides de couleur, de la forme aplatie de son corps, et de ses longues périodes d'immobilité, m'avait tout d'abord paru éminemment propre à ce mode d'expérimentation. Nous verrons toutefois que la complexité des réflexes chromatiques de cet animal rend les résultats incertains et d'interprétation difficile. Pour les expériences à long terme, la méthode des écrans monochromatiques est d'un emploi plus commode et c'est à elle que j'ai été obligé de m'arrêter. Les espèces que j'ai choisies, Tritons et Rainette, très sensibles aux conditions d'éclairement, mais à réflexes chromatiques plus simples que ceux du Caméléon m'ont donné des résultats intéressants.

1° *Expériences sur le Caméléon.*

Première expérience. — Dans une première série d'expériences, les diverses radiations d'un spectre fourni par un prisme à sulfure de carbone (dont le pouvoir dispersif est très grand), recevant la lumière d'un héliostat, sont isolées à l'aide d'un écran percé d'une fente et dirigées sur l'animal placé à l'obscurité. La durée de l'exposition à chaque radiation était de vingt minutes à une demi-heure, temps plus que suffisant pour déterminer des modifications dans la coloration. Les diverses parties du corps, peau et yeux furent ainsi soumises à l'action des radiations monochromatiques. Je n'ai pas obtenu de résultats nets. L'animal ne présente aucun changement appréciable.

Deuxième expérience. — Afin de mieux mettre en évidence les changements peu appréciables que pourraient produire chaque radiation, je fis, dans une deuxième série d'expériences, tomber un spectre entier sur les diverses parties du corps de l'animal. L'action de chaque radiation était ainsi augmentée du fait des radiations voisines et les changements pouvaient se manifester par contraste. Les durées d'exposition étaient les mêmes que précédemment. Les résultats sont peu nets et très inconstants. Les surfaces éclairées par les radiations calorifiques ne sont jamais modifiées, quant aux parties frappées par les radiations chimiques, elles ne réagissent pas toujours avec la même facilité. Le plus souvent même leur réaction est nulle, une seule fois j'ai pu observer qu'elles fonçaient notablement comme Paul Bert l'avait déjà remarqué.

Troisième expérience. — J'ai employé alors le procédé des écrans monochromatiques (comme l'avait fait Paul Bert), procédé moins précis, mais ayant l'avantage de donner des plages colorées étendues. Il est ainsi possible d'expérimenter sur une surface plus vaste, sur tout un côté de l'animal, par exemple. Des verres rouges, verts, bleus, étaient éclairés par la lumière solaire ou l'arc voltaïque, suivant les circons-

tances; la durée de chaque expérience était comme dans les précédents, de vingt minutes à une demi-heure. A la lumière rouge et verte les changements sont toujours nuls. Il n'en est pas de même à la lumière violette. J'ai pu, en effet, observer, dans une expérience (animal éclairé par l'arc voltaïque placé derrière un verre violet), que la moitié du corps, frappé par cette lumière, prenait assez rapidement (au bout de dix minutes environ) une teinte plus sombre que la moitié opposée non éclairée (même résultat que Paul Bert). Seule une partie cachée par un rameau de la branche sur laquelle était fixé l'animal et par conséquent soustraite à l'action des rayons violets avait gardée sa teinte primitive et rappelait exactement celle de l'autre moitié du corps.

Discussion des résultats. — Il résulte des expériences précédentes que : 1° les radiations calorifiques, qu'elles proviennent de spectres ou d'écrans monochromatiques, qu'elles frappent directement la peau ou qu'elles soient perçues par l'animal, ne provoquent jamais de réaction chez le Caméléon (résultats conformes à ceux de Paul Bert et Hoppe-Seyler); 2° les radiations chimiques ont une action très inconstante ; et quand la réaction se produit, c'est toujours une chromatodilatation. Ces résultats semblent ne pas concorder avec les nombreuses observations faites sur ces animaux en dehors des expériences. On sait, en effet, que le Caméléon harmonise avec la plus grande facilité, sa teinte avec celle des objets environnants quoique sa gamme chromatique ne soit pas aussi étendue qu'on le croit généralement (1). Le sujet sur lequel j'ai expérimenté et que j'ai observé présentait fréquemment de telles homochromies (2). Lorsqu'il se pro-

(1) Dans son milieu habituel, le Caméléon est verdâtre comme le feuillage qui l'entoure. Il présente une gamme de teintes comprise entre l'orangé, le vert jaunâtre et le blanc. Il peut prendre des tons foncés, gris, brun, brun-rouille et noir.

(2) Il est une cause d'erreur contre laquelle on doit être mis en garde dans les observations de ce genre.

Si l'on examine, par exemple, un animal placé au milieu de plantes vertes, il peut paraître vert sans cependant changer de couleur. La lumière qui l'éclaire est, en effet, modifiée par les objets environnants et les ombres

menait en liberté sur le plancher du laboratoire, sa teinte, brunâtre rappelait assez bien celle de ce dernier. Lorsqu'au contraire il se trouvait placé sur les rideaux blancs de la fenêtre ou sous l'abat-jour peint en blanc des becs de gaz, sa teinte, quelle que soit l'intensité de la lumière, devenait presque complètement blanche. Cet animal était donc bien susceptible de présenter des changements de couleur; sa fonction chromatique n'était pas abolie. D'ailleurs, les expériences ont été faites en été, saison propice pour ces animaux habitués à vivre dans les pays chauds.

Mais il faut aussi tenir compte de ce fait que les changements de couleur n'ont pas seulement pour effet d'harmoniser la teinte de ces êtres à celle du milieu. Si, en effet, l'on observe un Caméléon, toutes les conditions, et notamment celles d'éclairement restant les mêmes, on peut constater des modifications dans sa coloration sans qu'on puisse tout d'abord en expliquer la cause. Des impressions d'origine interne (faim, soif, etc.) sont susceptibles de les déterminer. On sait également que les émotions, la crainte et les divers états psychiques se traduisent par des changements de couleur. Si l'on saisit un Caméléon ou si on l'irrite, il prend, comme je l'ai souvent constaté, un aspect tacheté ; les mouchetures d'aspect cuivré se détachent sur un fond clair. Gamble [99] a remarqué aussi que la couleur du Caméléon dépend d'un grand nombre de facteurs et notamment

colorées par ces derniers modifient à leur tour la teinte de l'animal. Il est facile de mettre ce phénomène en évidence. Si l'on projette l'ombre d'une feuille verte sur du papier blanc, on peut observer qu'elle diffère de celui-ci non seulement par son intensité lumineuse, mais aussi par sa teinte qui est verte. Les différences peuvent en outre être accentuées par le contraste qui joue un rôle important dans l'appréciation des couleurs. Des ombres qui, examinées séparément paraissent avoir la même couleur, manifestent leur teinte réelle par contraste quand on les observe simultanément. En projetant, par exemple, les deux ombres du doigt obtenues par deux sources lumineuses différentes, une bougie et une lampe à pétrole ou à incandescence, on remarque que l'une paraît rougeâtre tandis que l'autre paraît bleue. Si l'on supprime l'une des ombres, l'autre paraît incolore. Ces faits montrent les erreurs que l'on peut commettre lorsqu'on néglige d'analyser un phénomène connu, d'observation pourtant simple et courante.

des sensations tactiles. J'ai observé des faits analogues chez le *Galeote versicolor* (1) (d'Indo-Chine) dans son pays d'origine même. Les changements de couleur, particulièrement tranchés dans la région sous-maxillaire (Voy. p. 360), et qui s'effectuent suivant une gamme chromatique très étendue (rouge, jaune, vert, bleu, violet, etc.), se produisent souvent sans cause apparente.

On s'explique ainsi l'irrégularité des réactions du Caméléon dans les expériences (2). Les réflexes chromatiques très complexes sont mis en jeu par des influences nombreuses, d'origine variée. Il semble aussi que la volonté puisse avoir dans certains cas une action inhibitrice sur ces réflexes. Lorsque son influence ne se fait pas sentir (pendant le sommeil, l'anesthésie ou après l'ablation des hémisphères cérébraux), si l'on dirige un rayon lumineux sur une région quelconque du corps, on voit toujours cette dernière prendre une coloration plus foncée. Il est donc possible, comme le pense Gamble, que les longues périodes d'immobilité caractéristiques de cet animal constituent un facteur capable de permettre aux objets environnants de produire les effets observés ; qu'il y ait là, en un mot, quelque chose de comparable aux phénomènes de l'hypnose.

2° *Expériences sur les Tritons.*

Les Tritons sont des Batraciens urodèles bien connus par leurs changements de coloration. Ces changements sont loin toutefois de se produire avec la même rapidité et dans des limites aussi étendues que chez le Caméléon et le Galéote. J'ai expérimenté sur deux espèces qui vivent dans nos régions ; le Triton marbré (*Tr. marmoratus*) et le Triton crêté (*Tr. cristatus*) ; le Triton vulgaire (*Tr. vulgaris*) ou petit Triton, ne

(1) Je n'ai pu expérimenter sur cet animal comme sur le Caméléon, les sujets que j'avais rapportés d'Indo-Chine étant tous morts pendant la traversée.

(2) Je n'ai pu malheureusement effectuer sur le Caméléon qu'un nombre limité d'expériences, n'ayant eu qu'un seul sujet à ma disposition.

convient pas pour ce genre d'expériences ; les modifications qui se produisent dans la coloration étant peu appréciables. C'est ainsi que des Tritons de cette espèce recueillis en des points différents et diversement colorés, que j'avais placés dans des conditions identiques d'éclairement gardèrent pendant plusieurs mois leurs colorations respectives. Les autres espèces (Tr. marbré et Tr. crêté) présentent, au contraire, une grande sensibilité aux conditions d'éclairement. Les expériences ont été faites en été, au moment où les animaux étaient en pleine activité sexuelle et où ils avaient revêtu leur parure de noces. C'est à ce moment-là, en effet, que les changements de coloration s'effectuent avec le plus d'intensité. Les sujets en expérience provenaient d'un aquarium et offraient à peu près la même livrée. Ils étaient placés par couples derrière les écrans (un à deux couples au maximum), dans des cristallisoirs remplis d'eau.

L'expérience est ainsi disposée. Les récipients renfermant les sujets sont plongés dans d'autres récipients de même forme, mais d'un diamètre plus grand, et contenant les liquides qui servent d'écrans. Ces derniers récipients reposent sur des cales disposées sur le fond. Dans l'espace qui les sépare, circule le liquide (écran). Le tout est recouvert d'un couvercle noir. Afin que la lumière blanche ne puisse passer entre le couvercle et la surface du liquide, j'avais eu le soin de noircir la zone émergée du récipient renfermant les sujets.

Les sujets sont distribués derrière les écrans : 1° écran rouge (solution aqueuse de fuschine : Voy. p. 396); 2° écran vert (de Crova : Voy. p. 395), et 3° écran bleu (liquide cupro-ammoniacal : Voy. p. 396). L'emploi de l'écran bleu exige quelques précautions. Les Tritons sont, en effet, très sensibles aux vapeurs ammoniacales qu'il dégage ; ils sont tués en très peu de temps par ces vapeurs. De plus, par suite de l'évaporation de l'ammoniaque, le sulfate de cuivre se dépose rapidement. On supprime ces inconvénients, en recouvrant le récipient contenant le liquide d'un couvercle percé d'un

large orifice par où passe le récipient renfermant les sujets. Ce dernier, à son tour, est hermétiquement fermé et ne laisse passer qu'un long tube noirci assurant l'aération de l'atmosphère interne.

Les expériences ont duré environ trois mois. J'ai obtenu les résultats suivants que j'ai pu, d'ailleurs, commencer à apprécier avant que ce laps de temps se soit écoulé.

a) *Sujets placés derrière l'écran rouge.* — Au bout d'une quinzaine de jours environ, la couleur des sujets mâles et femelles commence à devenir plus sombre (taches de couleur vert sombre) ; leur parure est plus terne. La crête que portent les mâles a sensiblement diminué de hauteur. Au bout d'un mois et demi environ, elle a complètement disparu. A sa place apparaît une ligne marquée par un pigment d'un beau rouge. Les mâles se distinguent difficilement des femelles. Ces sujets paraissent plus irritables que les témoins.

b) *Sujets placés derrière l'écran vert.* — Au bout du même laps de temps, on constate que les sujets, après desquamation, ont une teinte intermédiaire entre le clair et le sombre ; les marbrures ont une belle couleur verte ; les bandes de la queue sont d'un beau jaune clair. En même temps que s'effectuent ces changements, la crête des mâles s'atrophie. Quand elle a complètement disparu, ceux-ci ressemblent tout à fait aux femelles.

Des Tritons vulgaires, les uns clairs, les autres sombres, que j'avais placés en même temps que les grands Tritons, derrière un écran vert, sont devenus plus verdâtres, mais tout en gardant leurs différences respectives. Ils réagissent dans le même sens que les autres Tritons, mais avec bien moins de facilité.

c) *Sujets placés derrière l'écran bleu.* — Les sujets placés derrière cet écran changent plus rapidement de couleur. Ils prennent une teinte très claire et très brillante (marbrures d'un beau jaune verdâtre très clair).

J'ai bien observé, chez eux aussi, un commencement de

régression de la crête des mâles, mais comme à ce moment le même phénomène se produisait chez les témoins, je n'ai pu tirer aucune conclusion ferme sur ce point.

Discussion des résultats. — Les expériences terminées, je plaçai tous les sujets dans un même cristallisoir afin de comparer leur coloration. Les différences étaient bien accusées, et il était facile de reconnaître à première vue les sujets soumis à l'action des diverses radiations.

1° Les sujets éclairés par la lumière rouge offrent la livrée la plus sombre (couleur vert-olive). La trace de la crête des mâles est marquée par une ligne sinueuse d'un rouge éclatant.

2° Les sujets éclairés par la lumière verte ont une teinte plus claire que les précédents (marbrures d'un beau vert). La trace de la crête du mâle est marquée par une ligne d'un brun jaunâtre.

3° Les sujets éclairés par la lumière bleue sont de beaucoup les plus clairs et les plus brillants (marbrures d'une teinte jaune verdâtre très claire).

Tous les sujets mâles en expérience perdent leur crête dorsale, bien qu'étant en pleine période d'activité sexuelle, et alors qu'aucune tendance à l'atrophie de cet organe ne se manifeste chez les témoins (1). Les mâles, à peu près de même coloration que les femelles et dépourvus de leur crête, ne se distinguent plus de celles-ci (perte du dimorphisme sexuel). Or, on sait que c'est en partie sur ces caractères, coloration et développement de la crête dorsale, que repose la distinction établie entre les deux espèces de Tritons (Tr. marbré et Tr. crêté). Nous venons de voir la plasticité de ces caractères et leur contingence. Aussi, avons-nous été amené avec M. Jammes [**01**], à penser, après de nouvelles expériences, que la distinction entre ces deux espèces était purement artificielle. Nous avons proposé de les fusionner en une seule espèce : *Triton marmoratus*.

(1) Il est possible que les faibles dimensions des récipients renfermant les sujets en expériences aient eu une part dans l'atrophie de la nageoire dorsale.

Il est intéressant de noter qu'un pigment rouge s'est développé sur la trace de la crête des sujets éclairés à la lumière rouge et qu'un pigment brunâtre a apparu chez ceux éclairés à la lumière verte. Il y a là des faits qui rappellent ce que nous avons vu chez les Insectes.

Si nous comparons maintenant les sujets en expérience avec les animaux témoins, nous remarquons tout d'abord que la coloration de ces derniers est très variable. Elle est liée aux conditions d'éclairement dans lesquelles ils se trouvent placés. Ceux qui sont cachés sous les pierres de l'aquarium ont une teinte sombre. J'ai obtenu le même résultat en mettant à l'obscurité des Tritons de teinte claire. Leur livrée rappelle absolument celle des sujets éclairés à la lumière rouge. Les Tritons exposés au soleil ont une teinte très claire analogue à celle des sujets placés derrière l'écran bleu. Les Tritons en expérience dans un terrarium présentent des variations de même ordre (livrée sombre des sujets cachés sous les briques, livrée claire des sujets exposés à la lumière).

D'où il résulte que : 1° *la lumière rouge et la lumière verte se comportent comme une lumière faible ;* 2° *la lumière bleue agit comme une lumière blanche intense.* On peut donc conclure que : *l'action excitante des vibrations lumineuses sur les chromoblastes croît avec leur rapidité.*

3° *Expériences sur la Rainette.*

La Rainette (*Hyla arborea*), par suite de ses changements de coloration et de l'uniformité de sa livrée, se prête particulièrement à ce genre d'expériences. Les comparaisons sont faciles à établir et le contrôle par l'examen microscopique des chromoblastes peut être effectué grâce à la transparence et à l'uniformité de la peau.

Les sujets choisis pour les expériences étaient de même provenance et de même coloration. Placés longtemps à l'avance dans un récipient de verre, au milieu de plantes vertes, ils avaient pris une coloration uniforme. Les expé-

riences ont été faites en été, c'est-à-dire pendant la période d'activité de ces animaux. J'en prélevai trois lots que je distribuai derrière les écrans : rouge (Voy. p. 396), vert (Voy. p. 395) et bleu (Voy. p. 396); les autres servaient d'animaux témoins. Les dispositifs employés rappellent beaucoup ceux déjà décrits dans les expériences précédentes. Ils consistent essentiellement en deux récipients de verre emboîtés l'un dans l'autre, séparés par un espace dans lequel circule le liquide monochromatique. Cet espace est fermé par un couvercle annulaire pour permettre le passage du récipient interne. Ce dernier, renfermant les sujets, est aéré par un long tube de verre noirci et son atmosphère est

Fig. 16. — Appareil pour l'étude de l'influence des radiations monochromatiques sur les animaux à respiration aérienne (Voy. p. 414).

maintenue constamment humide. Sa partie émergée peinte en noir s'oppose au passage de la lumière blanche.

Je me suis également servi d'un appareil imaginé par MM. Camichel et Jammes. Cet appareil a l'avantage de permettre l'aération continue de l'enceinte renfermant les sujets en expérience sans laisser pénétrer la lumière du dehors. Il se compose (Voy. fig. 16) d'une caisse métallique, dans l'intérieur de laquelle (*chambre d'expérience*) sont placés les sujets en expérience. Une fenêtre pratiquée dans l'une des faces porte un carreau de couleur, mobile dans une coulisse et constituant l'écran monochromatique. L'air aspiré par une trompe à eau arrive dans la chambre d'expérience après avoir traversé un *dispositif en chicane*

placé sur l'un des côtés de l'appareil. Ce dispositif permet l'accès de l'air, mais s'oppose au passage de la lumière venant de l'extérieur. On peut d'ailleurs le modifier suivant les besoins des expériences.

Les expériences, comme celles effectuées sur les Tritons, ont eu une durée d'environ trois mois.

a) *Sujets placés derrière l'écran rouge.* — Au bout d'une dizaine de jours environ, la coloration des sujets devient plus sombre. La peau a des reflets gris bleuâtres et est parsemée de petites taches foncées. Au bout de deux mois, la teinte gris bleue foncée s'est nettement accusée.

b) *Sujets placés derrière l'écran vert.* — Au bout de quelques jours, les sujets prennent une coloration d'un vert-olive avec quelques taches sombres.

Les sujets placés derrière l'écran liquide prennent une teinte plus foncée que les sujets éclairés par des écrans de verre. Il faut toutefois faire remarquer que l'intensité lumineuse fournie par l'écran de verre est plus grande que celle donnée par l'écran liquide.

c) *Sujets placés derrière l'écran bleu.* — A peu près dans le même laps de temps que dans les cas précédents, les sujets prennent une livrée très claire; leur teinte vire au jaune. La région dorsale est d'un jaune légèrement verdâtre. Les taches plus sombres s'effacent. Au deuxième mois, les sujets ont une coloration complètement uniforme, d'un beau jaune clair (jaune-serin). On n'aperçoit plus de trace de taches.

Discussion des résultats. — Les résultats sont conformes à ceux obtenus précédemment avec les Tritons. Les sujets soumis à l'action des radiations calorifiques ont une teinte sombre tandis que les sujets soumis à l'action des radiations chimiques ont une teinte claire.

Afin de mieux apprécier l'action des radiations, j'ai examiné au microscope l'état des chromoblastes des sujets en expérience et des sujets témoins. Des lambeaux de peau ont pu être fixés par l'alcool et montés dans la glycé-

rine sans perdre leur coloration primitive. Il était en effet facile de reconnaître à première vue les préparations provenant des divers sujets.

Dans la préparation des téguments des sujets (de teinte gris bleuâtre) éclairés à la lumière rouge (Voy. Pl. I), les chromoblastes noirs étalés, très ramifiés forment par leurs arborisations un réseau de *traînées bleuâtres* s'intriquant les unes dans les autres par de fines ramifications et se détachant sur un fond jaune (chomoblastes jaunes difficiles à distinguer). Les mailles de ce réseau entourent les orifices des glandes cutanées.

La peau des sujets (de teinte vert-olive) éclairés à la lumière verte diffère peu de la précédente (Voy. Pl. I). Les chromoblastes forment également par leurs arborisations un *réseau bleuâtre* mais découvrant un peu plus le fond pigmentaire jaune.

L'aspect de la peau des sujets éclairés à la lumière bleue (de teinte jaune clair) est beaucoup plus tranché (Voy. Pl. II). Les chromoblastes noirs sont complètement contractés. Ils se présentent sous la forme de petites *taches irrégulières, très noires*, éparpillées sur le fond occupé par les chromoblastes jaunes. Ces taches, à cause de leurs faibles dimensions sont invisibles à l'œil nu et contribuent très peu à la coloration. La teinte jaune, n'étant plus masquée par le pigment noir, domine.

Si l'on compare ces téguments à la peau normale des animaux témoins (Voy. Pl. II), on peut constater que les sujets éclairés à la lumière rouge et à la lumière verte sont ceux qui se rapprochent le plus de ces derniers.

Il est ainsi possible d'observer d'une manière précise l'action des diverses radiations sur les chromoblastes et de vérifier que son intensité croît avec la rapidité de leur mouvement vibratoire (1). Il en résulte des conséquences impor-

(1) On peut se demander toutefois si les changements de coloration résultent d'un phénomène réflexe simple ou de modifications plus profondes du système nerveux. On connait les propriétés thérapeutiques de la lu-

tantes pour la coloration. Lorsque l'animal est soumis à une lumière faible ou encore à une lumière rouge ou verte, les chromoblastes s'étalent, le milieu devient translucide et le phénomène des milieux troubles se produisant, la couleur bleue apparaît ; le pigment jaune, en grande partie masqué par les arborisations des chromoblastes noirs, ne participe que faiblement à la coloration ; la peau suivant les cas est gris bleuâtre ou verte. Lorsque l'animal est exposé à l'action d'une lumière blanche intense ou d'une lumière bleue, le pigment noir accumulé au centre des chromoblastes forme des taches opaques, complètement noires (le phénomène des milieux troubles ne pouvant plus se produire) et très petites, laissant au pigment jaune la prédominance dans la coloration.

Nous pouvons grouper ces résultats dans le tableau suivant :

Couleur de la lumière.	Couleur des sujets.
Rouge	Gris bleuâtre.
Verte	Vert-olive.
Bleue	Jaune clair.

Il ressort de l'examen de ce tableau que les sujets soumis à l'action des radiations peu réfrangibles prennent une coloration appartenant à l'extrémité la plus réfrangible du spectre. Inversement les sujets soumis à l'action des radiations très réfrangibles prennent une coloration appartenant à l'extrémité la moins réfrangible. Les sujets ne peuvent réagir contre l'action des radiations qu'à l'aide de deux cou-

mière colorée, dont l'emploi dans les affections du système nerveux a été préconisé dans ces derniers temps. L'action excitante de la lumière rouge, par exemple, est employée pour combattre la dépression nerveuse (hypochondriaques). Nous avons vu que les Tritons éclairés à la lumière rouge étaient particulièrement irritables. La lumière bleue, au contraire, manifeste des propriétés sédatives et calmantes utiles pour les agités. Nous savons encore trop peu de choses pour pouvoir formuler un système. Ce qui ferait penser à une modification profonde de l'appareil nerveux, c'est la persistance de la coloration dans les téguments fixés. Dans les phénomènes réflexes simples, les changements sont plus rapides et moins persistants. On ne saurait en effet comparer aux modifications de coloration, qu'offrent les sujets, les changements rapides et éphémères de couleur présentés par le Caméléon, par exemple.

leurs fondamentales, le bleu et le jaune dont le mélange donne le vert. Cette coloration verte correspond aux conditions ordinaires d'éclairement. Lorsque les sujets sont exposés à des conditions particulières (conditions d'expérience), ils opposent à l'action des radiations extrêmes du spectre leurs couleurs fondamentales, le bleu et le jaune, les seules dont ils puissent disposer. Il semble qu'il y ait une tendance à ce que les sujets prissent la couleur complémentaire de la lumière qui les éclaire.

Ces résultats sont à rapprocher de faits qui s'observent dans la nature. Il est, en effet, des êtres très différents, appartenant au monde végétal (Algues) et au monde animal (Mollusques, Crustacés, Poissons), qui, placés dans des conditions d'éclairement rappelant les conditions d'expérience offrent dans leur coloration des particularités semblables. Ces êtres qui habitent le milieu marin, sont distribués, d'après leur système de coloration, dans des zones correspondant à des profondeurs déterminées. Les espèces de la surface, éclairées par la lumière solaire, offrent généralement des colorations bleues, vertes (appartenant à l'extrémité droite du spectre) ; celles des zones profondes ont plutôt des teintes rouges, orangées, jaunes (appartenant à l'extrémité gauche du spectre). Pour les Algues même, les termes de transition sont très gradués. Or la lumière solaire, par suite de son passage à travers des couches d'eau de plus en plus épaisses, se dépouille d'une partie de ses radiations ; ce sont les moins réfrangibles qui sont le plus absorbées ; aussi à une certaine profondeur est-elle presque exclusivement composée des radiations chimiques les plus réfrangibles. Il semble donc qu'il y ait là un rapport important, sinon un rapport de cause à effet, entre la coloration et les conditions d'éclairement du milieu. Il est permis de penser que ce sont plutôt ces conditions qui règlent la coloration que les phénomènes de mimétisme généralement invoqués. Je reviendrai d'ailleurs sur ces hypothèses dans la seconde partie de ce travail.

Les larves des Batraciens réagissent aux radiations monochromatiques de la même manière que les adultes (Paul Bert [78], Fischel [96], etc.). Je n'ai pu faire sur ces animaux des expériences complètes, mais j'ai observé toutefois que des têtards de Crapaud (*Bufo vulgaris*) placés derrière l'écran vert ne subissaient aucune modification ni dans leur coloration ni dans leur développement (1).

INFLUENCE DES RAYONS DE RÖNTGEN SUR LA COLORATION

Les rayons de Röntgen, au point de vue de leur action sur les téguments peuvent être rapprochés des rayons chimiques. Ils sont en effet susceptibles de produire des troubles cutanés tout comme ces derniers et peuvent leur être substitués dans le traitement des affections où ceux-ci sont employés (lupus).

J'ai cherché si l'analogie pouvait se poursuivre plus loin ; si, par exemple, leur action sur les chromoblastes était comparable à celle des rayons chimiques. Mes expériences, de courte durée, cet agent ne se prêtant pas à une longue application, ont été faites sur la Grenouille (*Rana viridis*).

Dans une première expérience, le sujet immobilisé sur une plaque de liège reposant sur une lame de plomb, à une distance de 20 centimètres de l'ampoule, est soumis à l'action d'un courant très faible, de trois ampères (la silhouette de la main est à peine visible). Au bout d'une minute, la Grenouille fait des tentatives d'évasion. Au bout de cinq minutes, pas de changements dans la coloration.

Dans une deuxième expérience, avec un courant plus intense, de quatre ampères agissant pendant cinq minutes, les autres conditions restant les mêmes, on n'observe également aucun changement dans la coloration.

Je répétai l'expérience avec des courants de plus en plus

(1) D'après Thiéry, la lumière verte serait peu favorable au développement des larves de Grenouille. Ces résultats ont été infirmés par Semper et M. Giard. Les résultats de mes expériences sur les têtards de Crapaud sont absolument conformes à ceux de ces derniers auteurs.

forts et en augmentant le temps de pose : cinq ampères pendant cinq minutes ; cinq ampères pendant dix minutes avec une pose d'une minute ; cinq ampères pendant quinze minutes avec deux poses d'une minute chacune ; cinq ampères pendant vingt minutes avec trois poses d'une minute chacune. Il m'a paru que dans cette dernière expérience le sujet présentait un léger éclaircissement.

Il semble donc que l'on puisse conclure que les rayons de Röntgen n'ont pas une bien grande influence sur les chromoblastes de ces animaux, du moins dans les limites des expériences. Leur action cependant est nettement perçue par les sujets, à en juger par leurs mouvements réactionnels et la sécrétion abondante de mucus.

Résumé.

En résumé, les rayons calorifiques (rouge, orangé, jaune), de même qu'une lumière blanche peu intense n'ont aucune influence sur la formation du pigment. Les rayons chimiques (bleu, violet, ultra-violet) et les rayons de Röntgen ont au contraire une action éminemment favorable sur son développement. C'est à leur présence, que la lumière blanche doit ses propriétés actives sur la pigmentation.

Les diverses radiations sont même capables de déterminer chez des animaux à propriétés chromogènes très développées, la formation de pigments reproduisant les teintes des radiations qui les impressionnent (photographie des couleurs par les Insectes).

L'action excitante des radiations sur les chromoblastes croît avec la rapidité de leur mouvement vibratoire. Les vibrations lentes (rayons calorifiques), comme une lumière blanche peu intense, permettent la dilatation des chromoblastes. Les vibrations rapides (rayons chimiques), comme une lumière blanche intense, déterminent leur contraction. Les rayons de Röntgen ne paraissent pas avoir d'influence sur les mouvements des chromoblastes.

SECONDE PARTIE

THÉORIES GÉNÉRALES SUR LA COLORATION CRITIQUE

Lamarckisme et Darwinisme. — La conception scientifique des colorations tégumentaires est de date relativement récente. C'est, en effet, avec les doctrines de Göthe, de Lamarck, de Geoffroy Saint-Hilaire et de Darwin que se précisent, pour la première fois, les rapports des êtres vivants avec les milieux qui les entourent. Aujourd'hui, suivant l'heureuse expression de M. Giard [**72-73**], « on ne cherche plus *pourquoi* le Bœuf a des cornes, mais *comment* les cornes sont venues au Bœuf, et ce qui n'était qu'un beau spectacle à contempler est devenu un problème à résoudre. » En d'autres termes, avant de connaître le pourquoi on cherche à comprendre le comment.

Les idées de Lamarck, les premières, ont créé un mouvement favorable au développement d'une curiosité scientifique d'où sont sorties des interprétations créatrices de nombreuses hypothèses. Les travaux de Darwin, de forme plus exacte, ont paru, pour un temps, pouvoir substituer aux interprétations très générales de Lamarck une expression plus satisfaisante des faits. Mais l'expérimentation qui prend, à juste titre, une importance de plus en plus grande, semble devoir nous ramener aux conceptions plus larges de Lamarck. Il en résulte, en présence de l'école darwiniste, le développement d'une nouvelle école, le néo-lamarckisme.

On sait que les darwinistes, tels que Wallace et Poulton,

font jouer dans la coloration le principal rôle à la *sélection naturelle*. Les variations qui se produisent chez les êtres vivants sont utiles ou nuisibles à la conservation de l'espèce. Si elles sont utiles, ceux-ci ont plus de chance de vivre et de se perpétuer. Ils sont favorisés dans la *concurrence vitale*. C'est la *persistance du plus apte*.

Les néo-lamarckistes, Cunningham, Eimer, Simroth, etc., se basant sur des faits appuyés par l'expérimentation, font revivre aujourd'hui les idées de Lamarck. Toute modification dans la coloration résulte pour eux de l'action directe des agents extérieurs sur l'être vivant. Les néo-lamarckistes vont donc plus loin que les darwinistes. Ils recherchent la variation à sa source même, dans sa cause première et expliquent sa persistance par la continuité d'action de la cause. Les darwinistes n'ont fait que reculer le problème, la sélection étant incapable de créer la variation. Mais, comme le fait très justement observer M. Giard qui a si bien précisé le rôle des divers facteurs dans l'évolution des êtres organisés, si l'on doit attribuer aux agents extérieurs une influence prépondérante, il ne faut pas, pour cela, dénier toute importance à la sélection naturelle. Les deux conceptions ne sont pas inconciliables ; elles paraissent plutôt se prêter un mutuel appui. Les agents extérieurs déterminent la variation, la sélection la fixe.

Il semble donc que l'on doive se ranger à une opinion éclectique, et admettre dans la coloration le concours de plusieurs facteurs.

A côté des conditions extérieures ou facteurs externes, dans lesquelles l'être se trouve placé, il en est d'autres, les facteurs internes, qui résultent de l'être lui-même. Les agents extérieurs sont des excitants ; les facteurs internes réagissent à l'aide des matériaux dont ils disposent. L'action des agents extérieurs est constante, la réaction de l'être est variable. Il tend à s'établir entre l'être et le milieu un état d'équilibre dont l'être fait tous les frais et qu'il réalise suivant son mode particulier de réaction. C'est

M. Giard qui a mis en relief le rôle important des facteurs internes. Il a montré, en particulier, les liens étroits qui relient la fonction de l'excrétion à la coloration. Ces idées se précisent de plus en plus et les faits nombreux ne font qu'apporter une nouvelle confirmation à cette vue féconde.

Facteurs internes de la coloration.

Coloration et excrétion. — Les matières colorantes étrangères à l'organisme, venues de l'extérieur et introduites par la voie alimentaire (*pigments extrinsèques*), apparaissent comme des produits d'excrétion, inutilisables pour l'organisme et fixés à l'état insoluble dans les téguments. Tels sont : les chlorophylles de beaucoup d'animaux (expériences de Poulton sur les larves d'Insectes (Voy. p. 381) ; les granulations d'encre de Chine transportées chez quelques Annélides (*Leiocephalos leiopygos*) de la cavité générale aux téguments (expériences de Racovitza [95]), par l'entremise des globules blancs ; les dépôts d'argent dans l'*argyrie* (Voy. p. 330), etc. L'abondance de ces pigments est liée aux propriétés phagocytaires des éléments cellulaires des organismes. Ils ne jouent par conséquent de rôle important que dans les formes peu différenciées.

Les autres matières colorantes dérivent des mutations subies par les substances alimentaires dans l'intimité des tissus (*pigments intrinsèques*). Les matériaux fournis à l'activité cellulaire sont transformés en corps de plus en plus dénués d'affinités chimiques et possédant une énergie potentielle de plus en plus faible. Suivant leur degré de transformation, ces substances se présentent comme des produits incomplètement saturés, susceptibles d'être encore utilisés, tels les lipochromes, ou encore comme des corps correspondant à un état de transformation plus avancé, produits de déchets dérivés de la chromatine, résidus toxiques qui doivent être éliminés. A cette catégorie appartiennent les mélanines et surtout les dérivés de la série

urique, acide urique, guanine, etc., de nature et d'origine nettement excrémentitielle. Ces substances subissent des sorts variés suivant l'état de perfectionnement organique des êtres qui les élaborent.

Dans les formes à vitalité peu active et à nutrition ralentie, chez lesquelles les procédés d'élimination sont en outre imparfaits, des pigments variés s'infiltrent dans les divers tissus et s'accumulent en grand nombre dans les téguments. Là ils déterminent la coloration de l'être, soit en vertu de leurs propriétés d'absorption pour la lumière (lipochromes), soit en vertu des propriétés optiques liées à leur structure (irisations de la guanine, couleur bleue de certains téguments, etc.).

Dans les formes où le perfectionnement organique semble parachevé, c'est-à-dire chez les animaux à température constante, à des processus d'oxydation et d'élimination beaucoup plus intenses, correspond une grande diminution dans le nombre et la variété des pigments. Ceux-ci n'encombrent plus les organes et se localisent dans les téguments (Voy. p. 278). La fixation des pigments dans ces derniers apparaît comme un acte de défense de l'organisme contre l'accumulation des produits de déchets ou produits toxiques que les reins sont impuissants à éliminer.

Des processus de cette nature se produisent en effet chez beaucoup d'animaux et au cours de nombreux états pathologiques.

Nous avons vu que les granulations provenant de la transformation pigmentaire du sang dans le tube digestif de la Sangsue étaient transportées par des éléments spéciaux, les « *excrétophores* », vers les néphridies et vers les téguments où elles se fixent.

De même les granulations pigmentaires de la malaria, charriées par les leucocytes, viennent se déposer dans les viscères et dans le derme. Enfin dans les mélanodermies biliaires, les pigments biliaires circulants, toxiques, sont fixés dans les téguments où ils sont transformés en mélanine

(Voy. p. 340). L'aptitude particulière de la cellule épidermique à fournir du pigment dans les divers états cholémiques que MM. A. Gilbert et P. Lereboullet [02] envisagent comme un moyen de défense opposé à la cholémie a même amené ces auteurs à se demander « si, dans la pigmentation normale de la peau, le sérochrome ou pigment normal du sérum n'intervient pas de la même manière, et si ce sérochrome, susceptible de se transformer en mélanine, ne traduit pas la présence d'une cholémie physiologique légère. A ce degré près la pigmentation normale de la peau ne diffère pas anatomiquement de la pigmentation pathologique ; on conçoit que les mêmes éléments pathogéniques : cholémie et fonction pigmentaire de la cellule épidermique, interviennent dans les deux cas. » D'après cette opinion qui est des plus séduisantes, la pigmentation normale de la peau n'est qu'un mode d'excrétion des produits toxiques élaborés par le foie sous forme de pigments biliaires. La mélanine dérive de ces pigments par l'intermédiaire du pigment jaune du sérum ou sérochrome (1). La fonction pigmentaire de la cellule épidermique se confond avec sa fonction d'excrétion. Cette fonction résulte de l'activité propre de la cellule épidermique et de la présence de matériaux destinés à être transformés en mélanine. Ainsi seraient précisées les notions vagues de terrain que l'on fait souvent intervenir dans les phénomènes de la pigmentation. On comprend dès lors l'inégalité de réaction des divers sujets à un même excitant, suivant l'activité propre de la cellule épidermique, et les matériaux dont elle dispose.

Il existe d'ailleurs chez les Vertébrés une relation assez

(1) Dans des travaux récents, MM. Gilbert, Herscher et Posternak [03] ont montré que le sérum de l'homme et des Mammifères renferme, à l'état normal, non de la lutéine comme celui des Oiseaux, mais bien des pigments biliaires. Ces pigments sont très peu abondants, chez l'homme sain, mais ils sont toutefois suffisants pour colorer le sérum. Cette cholémie physiologique varie suivant les races (elle est plus accentuée chez les Orientaux que chez les Occidentaux) et suivant les sujets.

constante entre la présence des pigments biliaires et celle du pigment mélanique. On observe, en effet, chez quelques-uns d'entre eux (Amphioxus et larves d'Anguilles), que l'absence de pigment mélanique coïncide avec celle des pigments biliaires et du pigment sanguin. La mélanine n'apparaît dans les larves d'Anguilles qu'avec les pigments biliaires et sanguins. On sait que les pigments biliaires dérivent du pigment sanguin et nous avons vu d'autre part que d'après les idées de MM. A. Gilbert et P. Lereboullet, le pigment mélanique provient à son tour des pigments biliaires. Il y a donc entre ces matières colorantes d'étroites affinités.

Il paraît même possible d'étendre aux Invertébrés les rapports fonctionnels du foie et des téguments. D'après les travaux de Dastre et Floresco [99], en effet, l'homologie fonctionnelle du foie se soutient dans toute la série animale, contrairement à une opinion très généralement répandue qui le réduit au rôle de pancréas. Sa fonction pigmentaire se manifeste avec une constance remarquable. C'est ainsi que chez l'Escargot, ces auteurs ont remarqué que le pigment noir du sac pulmonaire est d'autant plus abondant que le foie est lui-même plus sombre. D'autre part, la coquille des Mollusques et leurs téguments mous renferment les mêmes matières colorantes que le foie. Celui-ci, comme en témoigne la présence du fer, sert d'entrepôt de réserve pour les matériaux destinés à l'édification de la coquille (Dastre et Floresco [98]). D'autres Mollusques, les Huîtres, présentent parfois des altérations pathologiques (1), caractérisées par la dissémination des pigments biliaires (J. Chatin [96]). Ces pigments, saisis par des phagocytes particulièrement actifs, sont véhiculés vers les téguments. Cet effort de l'organisme, se manifestant par le transport vers

(1) Cette affection, très rare en France, est assez répandue en Amérique et en Angleterre (*pale greeness*). La coloration de ces huîtres, bien différente de la coloration normale, est généralisée à l'ensemble des téguments et aux viscères. Leur goût et leur odeur les rend d'ailleurs impropres à l'alimentation.

l'extérieur de substances toxiques élaborées par le foie, peut être rapproché du processus d'élimination des pigments biliaires par la voie cutanée, observés en pathologie humaine. Il faut remarquer toutefois que ce processus de coloration, chez les Huîtres, est tout à fait différent du procédé normal. Mais, fait à noter, le pigment vert normal qui colore la branchie de ces animaux est ferrugineux comme la ferrine, pigment du foie des Mollusques.

Ces rapports se poursuivent chez d'autres Invertébrés à foie différencié. Nous avons vu, en effet (Voy. p. 295), que chez les Crustacés les pigments rouge et bleu des téguments et le pigment jaune du foie dérivent les uns des autres et que leurs différences de coloration tiennent à des modifications chimiques qui varient suivant leur siège. Il est probable qu'il en est ainsi pour les lipochromes de beaucoup d'autres Invertébrés.

Nous avons noté d'autre part les affinités des lipochromes avec la cholestérine, partie constituante de la bile (Voy. p. 294).

Il semble donc qu'il y ait là un phénomène d'ordre général, une tendance de l'organisme à refouler les déchets vers l'extérieur. Les pigments s'accumulent, en effet, de préférence dans les téguments. Ces derniers forment ainsi un véritable *champ d'épandage* où se déversent les produits toxiques que les reins sont impuissants à éliminer. Ils complètent les émonctoires ordinaires insuffisants en fixant les produits nuisibles à l'état insoluble, c'est-à-dire non toxique, *sous forme de pigment*. Ainsi s'établissent les relations fonctionnelles qui unissent les téguments aux organes tels que les reins et le foie, qui jouent un rôle important dans l'excrétion.

Peut-être même pourrait-on généraliser encore les rapports qui relient la coloration à l'excrétion, comme sembleraient le faire supposer les recherches de Gautier [**01**] sur l'excrétion normale de certaines substances telles que l'iode et l'arsenic. C'est ainsi que les différences de livrée qui dis-

tinguent les mâles des femelles seraient dues aux divers modes d'élimination de ces produits (1). Les produits iodés et arsenicaux sont déposés chez le mâle, en grande abondance dans les téguments où ils sont utilisés à la confection de sa brillante parure. Chez la femelle, ils sont dérivés vers la sphère génitale et éliminés, en dehors de la gestation, par le flux menstruel. « Toutes les nucléo-protéides, ou principes richement phosphorés des noyaux cellulaires et des parties les plus nobles des protoplasmes, activent la vie générale et la reproduction des tissus. Les nucléo-protéides spécifiques de la glande thyroïde, et particulièrement arsenicales, unies à des protéides iodées et bromées, sont attirées par les organes d'origine ectodermique : la thyroïde, le thymus, le cerveau, la peau et ses annexes qui les utilisent à leur entretien. Les protéides arsenicales iodées et bromées d'origine thyroïdienne se désassimilent ensuite, chez le mâle, par la chute des cheveux, la pousse des poils et des cornes, et par desquamation épidermique; chez la femelle, le surplus des nucléines de la thyroïde se détourne périodiquement vers les organes génitaux qui les utilisent pour le développement du fœtus s'il y a eu fécondation, ou qui les rejette au dehors, dans le cas contraire. » (Gautier [01].)

Le développement de beaucoup de formations cuticulaires comme les poils, les plumes, etc., serait donc en relation avec l'excrétion de produits sécrétés par des glandes, d'origine également ectodermique, et dont l'élimination serait assurée précisément par la chute de ces formations. Nous pouvons, de même, en généralisant, considérer comme des produits d'excrétion les substances cuticulaires variées qui sont rejetées en dehors du corps d'une manière continue (desquamation), ou à des périodes déterminées

(1) Barret-Hamilton [01] a émis une théorie que l'on peut rapprocher de celle de Gautier. Il pense que l'éclat de la parure de noces de quelques animaux tire son origine de modifications pathologiques provoquées par une tendance exagérée à la production de produits génitaux.

(mues). Et l'on connaît le rôle des cuticules dans la production des couleurs de structure.

Ainsi, les pigments (1), comme l'a fait remarquer M. Giard, et l'on pourrait ajouter, d'une manière générale, tous les produits qui prennent part à la coloration, sont des produits d'excrétion. On doit donc rattacher la fonction de coloration au phénomène plus général de l'excrétion.

C'est sur cette fonction physiologique, que s'exerce l'action des facteurs externes : les agents extérieurs et la sélection naturelle.

Facteurs externes de la coloration.

Coloration et agents extérieurs. (Facteurs primaires de l'évolution.)

Les agents extérieurs : la nourriture, l'état hygrométrique du milieu, la chaleur et la lumière interviennent à des degrés divers dans la coloration.

Par la nourriture, le milieu fournit à l'organisme deux sortes d'éléments : les uns non transformés, conservant dans l'intérieur du corps leurs caractères primitifs et pouvant jouer le rôle de pigments (pigments extrinsèques) ; les autres qui sont profondément modifiés et utilisés pour l'élaboration de pigments propres à l'organisme (pigments intrinsèques). On conçoit que la quantité et la qualité de matériaux fournis à l'activité cellulaire influent à un haut degré sur la production et la nature du pigment. C'est ainsi que Fauvel [99] a observé, chez l'Arénicole, des modifications de la coloration dues à l'action sur le lipochrome jaune normal d'un acide provenant du tube digestif ou du dehors.

(1) D'après une hypothèse originale, due à M. Bohn et exposée dans un ouvrage récent, l'*Évolution du pigment* [01], le granule pigmentaire aurait une vie propre; ce « serait *un granule vivant chromogène* ». M. Bohn cite de nombreux faits intéressants à l'appui de cette opinion; mais ce que nous savons des phénomèmes vitaux ne nous autorise pas encore à admettre, sans réserve, une conception aussi générale (Voy. p. 319).

Les autres agents extérieurs : état hygrométrique, chaleur, lumière, etc., ne sont que des excitants dont l'action s'exerce soit directement, par simple irritation locale, soit indirectement, en favorisant les phénomènes généraux de la nutrition. S'il est difficile de distinguer leur influence respective, leur action étant le plus souvent simultanée, du moins savons-nous qu'elle tend vers une même fin : le développement du pigment.

Les phénomènes de pigmentation que déterminent les agents extérieurs sont la manifestation d'une propriété générale des éléments cellulaires des téguments ; ils représentent un mode de réaction opposé à l'action d'excitants les plus variés : mécaniques (irritation provoquée par le port de bandages, de corsets, le frottement des chaussures, etc.), physiques (vibrations lumineuses rapides), chimiques (vésication par les vésicatoires, la teinture d'iode, etc.). Toute cellule épidermique irritée se défend en s'hyperplasiant et en se pigmentant. Il semble que l'apparition du pigment soit liée à l'état d'hyperactivité du noyau. Le pigment pourrait être considéré dans ce cas comme un produit excrété en plus grande abondance par la chromatine, par suite de la nutrition exagérée du noyau, lorsque celui-ci est soumis à l'action des agents irritants. Ainsi s'expliquerait la vitalité intense de la cellule pigmentée (extension des lambeaux pigmentés greffés sur des téguments peu colorés, malignité des tumeurs mélaniques, accumulation du pigment au pôle actif de certains œufs, etc.).

On a observé, dans certains cas, que l'action des irritants provoquait au contraire une dépigmentation (dépigmentation par port de bandages, etc.). Il est alors possible que la perte du pouvoir pigmentaire corresponde à un épuisement de la cellule épidermique, consécutif à une irritation trop intense ou trop prolongée. Dans l'albinisme qui n'est que la généralisation de cet état, la cellule épidermique participe à la déchéance des divers éléments cellulaires de l'orga-

nisme. Sa fonction pigmentaire est complètement abolie ; frappée dans sa vitalité, la cellule est incapable d'élaborer du pigment même quand il y est incité par les divers excitants (résorption des greffes pigmentées chez ces sujets, etc.).

A l'action directe locale, déterminée par les agents irritants, s'ajoute toujours une action indirecte, générale, qui s'exerce sur la nutrition et le système nerveux, et se répercute à son tour sur l'état local. D'une manière générale, en effet, l'humidité, la chaleur, la lumière, sont autant de conditions qui favorisent les phénomènes de la nutrition. Les êtres vivants sont directement d'autant plus sensibles à l'action de ces agents que les phénomènes nutritifs sont chez eux moins actifs (état de torpeur dans lequel sont plongés les êtres à *température variable* lorsque l'action de ces facteurs est insuffisante).

Mais chez les êtres où les combustions organiques sont suffisamment intenses et automatiquement réglées, de manière que leur activité se conserve lorsque ces conditions fléchissent, c'est-à-dire chez les animaux à *température constante* (Oiseaux et Mammifères), les procédés de réaction indirecte paraissent s'effectuer suivant un mécanisme plus complexe. Il me semble, en effet, naturel de penser que les phénomènes circulatoires liés à la régulation de la température doivent jouer un rôle important dans le développement et la distribution du pigment. Les variations des conditions climatériques se traduisent chez ces animaux par des modifications dans la circulation consistant essentiellement, pour une température élevé, en une vasodilatation du système circulatoire périphérique (dilatation des vaisseaux cutanés) et, pour une température basse, en une vaso-constriction du même système (contraction des vaisseaux cutanés). Ces modifications dans l'irrigation des téguments ne sont pas sans entraîner d'importantes variations dans leur nutrition. Les téguments sont évidemment, toutes choses égales d'ailleurs, d'autant mieux nourris qu'ils sont mieux irrigués. De là, suivant les cas, l'accroissement

ou la diminution de leur vitalité, et consécutivement, le développement ou la disparition du pigment. Les greffes pigmentées (Voy. p. 322) mettent en évidence ces différences (extension des régions pigmentées sur les régions non pigmentées) ; nous savons, d'autre part, que, dans les poils et les plumes de couleur blanche, les tissus sont très raréfiés (nombreuses lacunes remplies d'air) ; les analyses de Jolly [01], de Floresco [03] ont montré que la teneur en fer et en phosphates était plus faible dans les poils blancs que dans les poils roux et surtout dans les noirs. L'absence de pigment dans les téguments témoigne donc toujours d'une activité vitale affaiblie, conséquence d'un ralentissement de la nutrition.

Ces variations dans la circulation périphérique s'accompagnent, en outre, de variations concomitantes dans les diverses fonctions de la cellule épidermique, en tête desquelles se place l'excrétion. Une circulation périphérique active est, en effet, une condition qui favorise à un haut degré cette fonction et par cela même la production du pigment. On sait que la sueur, au même titre que l'urine, quoique à un degré moindre, élimine des produits toxiques. Sécrétée en grande abondance, elle est susceptible de déterminer par son action irritante des éruptions variées, érythèmes, sudamina, etc. Il s'établit même une sorte de balancement entre le fonctionnement de la peau et celui des reins.

Les phénomènes circulatoires, en rapport avec la régulation de la température, me paraissent devoir jouer un rôle dans les différences qui s'établissent dans la livrée des animaux (à température constante) de nos pays aux changements de saison, et dans celles qui distinguent les représentants de la faune arctique des formes de la faune tropicale.

Aux changements de saison, en effet, les téguments des espèces de nos pays subissent une régénération, la *mue*, et changent de couleur. Les caractères de celle-ci sont en rapport avec l'état de la circulation périphérique. A la

saison froide, correspondent des téguments à circulation ralentie et par conséquent peu colorés (fréquence de la teinte blanche) ; à la saison chaude, au contraire, correspondent des téguments à circulation active, en état d'hyperactivité et renfermant du pigment en grande abondance. De nombreux matériaux (nucléo-protéides iodées et arsenicales, pigments biliaires) sont apportés aux téguments où ils sont employés à la formation des productions épidermiques et du pigment; toutefois, chez la femelle une partie est dérivée vers la zone génitale. Le mâle revêt sa parure de noces, la femelle se contente d'une livrée plus modeste. Ces modifications s'accusent surtout dans les parties du corps particulièrement exposées à l'action directe des agents extérieurs (région dorsale) ; les autres (région ventrale) gardent une teinte plutôt pâle ; les régions couvertes des plumes ne présentent jamais les brillantes couleurs comme celles qui sont à l'air libre, etc.

Les conditions climatériques, très variables mais peu étendues, qui se succèdent dans les latitudes moyennes (zone tempérée), deviennent plus constantes dans les latitudes extrêmes (pôles et équateur) mais y acquièrent une plus grande intensité. Dans ces régions se reproduisent en grand les conditions climatériques extrêmes de nos pays. Les représentants de la faune arctique placés dans un milieu dont la température est constamment basse sont dans des conditions rappelant assez exactement, mais à un plus haut degré, celles des animaux de nos pays pendant l'hiver. Leurs téguments peu actifs et mal irrigués (vaso-constriction périphérique) sont peu pigmentés, par suite du reflux du sang vers les organes profonds. De là la fréquence chez ces animaux des colorations claires (1). Les représentants de la

(1) Il ne faut pas confondre la coloration blanche des représentants de la faune arctique avec l'albinisme. Dans ce dernier état, en rapport avec un trouble nutritif profond, il y a absence totale de pigment. Chez les animaux des régions polaires, cette particularité n'est présentée que par les téguments. Il n'y a que de simples modifications dans l'abondance et la répartition du pigment réglées par les phénomènes vaso-moteurs. On retrouve

faune tropicale sont dans des conditions inverses, comparables à celles que réalise l'été dans nos pays : température élévée et surtout humidité très considérable. A l'hyperactivité des téguments correspond une production abondante de pigment (1). Ainsi les phénomènes circulatoires, déterminés d'ailleurs par l'action du système nerveux, fournissent à l'activité cellulaire sollicitée par les agents extérieurs (humidité, chaleur, lumière, etc.) les nombreux matériaux absorbés par sa fonction pigmentaire.

En regard de l'influence qu'exercent les agents extérieurs sur la pigmentation, par l'entremise des phénomènes vasomoteurs (chez les animaux à température constante), on peut placer l'action parallèle de ces mêmes agents sur les chromoblastes (phénomènes chromato-moteurs) des animaux à température variable. Mais dans ce dernier cas, les effets sont purement passagers. Nous savons, en effet, qu'ils dépendent uniquement de la répartition du pigment dans la cellule pigmentaire.

Enfin dans certains cas comme chez les Insectes (Voy. 402), la lumière semble avoir une action sélective; chaque radiation est, en effet, capable de déterminer dans les téguments l'apparition de pigment de la même couleur. Les phénomènes d'homochromie de l'être avec le milieu s'effectueraient alors par le développement dans les téguments de susbtances sensibles qui auraient la propriété de fixer la teinte des radiations qui les impressionnent. Ces propriétés curieuses des Chenilles ont été le point de départ d'une théorie édifiée par Simroth [96], dans laquelle les conditions d'éclairement jouent un rôle prédominant dans le développement du pigment. D'après cette hypothèse, tous les pigments dériveraient d'une substance primitive unie au pro-

le pigment dans d'autres organes que les téguments et notamment dans l'œil. La cavité buccale de l'Ours blanc est pigmentée tandis que celle de l'Ours brun n'est pas pigmentée.

(1) La tendance aux formations pigmentaires s'affirme dans certaines lésions cutanées des pays chauds (ulcères) et même dans les plus banales telles que les furoncles, par exemple, comme j'ai eu l'occasion de le constater.

toplasme. Dans son évolution, cette substance aurait produit les couleurs simples dans l'ordre du spectre. On remarque, en effet, que les pigments rouges, de composition simple, apparus les premiers, se présentent surtout dans les organismes inférieurs; les pigments verts, bleus et violets, de structure moléculaire plus compliquée et développés par la suite, ne se trouvent que dans les formes élevées. Le pigment et la matière vivante ont évolué parallèlement. Cette évolution est liée aux transformations qu'a subie la lumière par son passage à travers l'écran atmosphérique. L'atmosphère primitive, saturée de vapeur d'eau, ne laissait passer que les seuls rayons rouges. Au fur et à mesure de la précipitation graduelle de la vapeur d'eau, l'écran atmosphérique est devenu perméable aux autres radiations. Le protoplasme a réagi à l'action des vibrations lentes par la formation de pigments simples et à celle des vibrations rapides par des pigments de plus en plus complexes. Simroth base son hypothèse sur quelques faits tels que, en outre des propriétés des Chenilles que nous connaissons (photographie des couleurs) : l'ordre d'apparition de la couleur chez quelques Papillons (*Vanessa*) qui s'effectue dans l'ordre du spectre (d'après Urech [**91**, **96**]) ; les transformations du pourpre rétinien sous l'action de la lumière (décoloration précédée de phases où le pigment est successivement rouge, orangé et jaune, etc.). Mais les faits de cette nature sont encore trop peu nombreux pour que l'on en puisse tirer une théorie d'une portée aussi générale.

Coloration et sélection naturelle. (Facteur secondaire de l'Évolution.)

Pendant longtemps, sous l'influence des idées de Darwin, on a fait jouer, dans le développement de la coloration, un rôle presque exclusif à la sélection naturelle. On a cru que les ressemblances des êtres entre eux ou avec le milieu (colorations : prémonitrices, mimétiques, etc.) avaient pour

but de les défendre contre leurs ennemis ou de les dissimuler aux yeux de leurs proies ; qu'en un mot elles répondaient toujours à une finalité. On admettait, par exemple, suivant les vieilles idées de Conrad Sprengel, reprises et développées par Darwin que les ressemblances des Fleurs et des Insectes provenaient d'une adaptation réciproque entre ces êtres, destinée à favoriser la fécondation des plantes. D'autre part, les Insectes, se dissimulant parmi les Fleurs, pourraient échapper plus facilement aux poursuites de leurs ennemis. De même les carnassiers des jungles comme le Tigre, grâce à la disposition des rayures de leur robe, se dissimuleraient aisément dans les régions boisées qu'ils habitent. Les différentes formes animales qui vivent parmi les Algues dans les diverses zones bathymétriques, prendraient pour les mêmes raisons les couleurs de ces Algues. Les Poissons de surface par la coloration bleue de leur dos ou blanche de leur ventre mimeraient la teinte des vagues et de l'écume. Les représentants de la faune arctique se confondraient avec la teinte blanche de la neige, etc., etc.

Mais une analyse plus approfondie des faits montre les exagérations de ces vues. Ainsi, la prétendue adaptation entre les Fleurs et les Insectes, comme l'a établi M. Bonnier [**79**], par de nombreuses expériences, n'existe pas. Les Fleurs n'attirent nullement les Insectes par leurs réserves sucrées ou *nectaires* : « Les Insectes vont chercher le sucre là où ils le trouvent sans opérer la fécondation ou même en dehors des fleurs. Quant aux nectaires « ils constituent des réserves nutritives spéciales, en relation directe avec la vie de la plante ». De plus, le mimétisme ne protège pas les Insectes contre les Oiseaux, comme on le croit généralement. Les expériences de Judd [**99**] sur les adaptations protectrices des Insectes vis-à-vis des Oiseaux montrent le peu d'efficacité de la coloration dans la défense de l'individu. Les Oiseaux savent reconnaître leur proie sous son prétendu déguisement. C'est ainsi que Judd a trouvé dans le contenu stomacal de quinze cents Oiseaux environ de nombreuses espèces

d'insectes soi-disant défendues par leur couleur. Les *Acrididés* et les *Locustidés* auxquels on emprunte généralement les exemples de mimétisme sont dévorés par plus de trois cents espèces d'Oiseaux. Il en est de même pour les *Buprestes* et les *Lucilies*. Quant aux Papillons ils sont peu chassés par les Oiseaux aux États-Unis et leurs colorations mimétiques ne semblent jouer aucun rôle défensif.

Ces observations et ces expériences doivent nous mettre en garde contre les intentions que l'on prête gratuitement à la sélection naturelle. Elles nous engagent à n'accorder à cette dernière qu'une influence limitée. La sélection, en effet, se borne à effectuer un triage parmi les variations qui se produisent chez les êtres vivants, sous l'action des facteurs primaires, et à fixer les variations utiles. Elle n'agit donc que *secondairement* sur la coloration. C'est ainsi que l'on doit comprendre son rôle dans un grand nombre de convergences de coloration (1) dites mimétiques.

I. Les convergences de coloration tirent parfois leur origine des facteurs internes. Des variations accidentelles, la persistance d'un caractère embryonnaire, comme, par exemple, la disposition métamérique des bandes et des taches de quelques animaux (Voy. p. 338) peuvent être le point de départ de modifications dans la coloration suffisantes pour constituer de nouvelles races. On sait que les éleveurs créent tous les jours des variétés d'albinos, des variétés mélaniques (2), etc.

(1) M. Bohn explique certaines d'entre elles par une véritable infection due aux granules pigmentaires. Nous avons vu, en effet, que cet auteur attribue aux granules pigmentaires une vie propre.

(2) Cuénot [**02-03**] a donné une explication originale permettant de se rendre compte des résultats produits par les croisements entre les espèces grises, noires et albinos de la Souris. Adoptant les vues de Biedermann, von Fürth, H. Schneider et Gessard sur le mode de formation des pigments mélaniques, il admet qu'il y a dans les poils une substance chromogène et deux diastases oxydantes (tyrosinases) pour donner l'une le pigment noirâtre, l'autre le pigment jaunâtre. Le plasma germinatif d'une Souris grise doit contenir en puissance les trois substances d'où résulteront plus tard les pigments du poil. Celui d'une Souris noire n'en renferme que deux correspondant au chromogène et à la diastase formatrice du pigment noir. Enfin, chez l'albinos, il n'y en aurait que deux au plus, celles des deux diastases; le chromogène n'existant pas, il ne peut se for-

Ainsi s'expliquent les convergences présentées par les animaux à peau tigrée, bigarrée, etc. (Tigre, etc.). Il me paraît possible de comprendre de la même manière les taches irrégulièrement disposées, sans systématisation connue à la surface du corps. Nous avons vu (Voy. p. 338), en effet, que la peau présente souvent accidentellement des taches pigmentaires. Les sujets qui en sont affectés sont particulièrement sensibles à l'action de la lumière (blonds, roux). Sous l'influence de cet agent, ces taches s'exagèrent avec la plus grande facilité. Leur présence témoigne de l'existence sur les téguments de lieux de moindre résistance (comme ceux qui se manifestent chez quelques sujets à la suite de l'ingestion de certains médicaments comme l'antipyrine (Voy. p. 344). Cette prédisposition à la pigmentation en aires peut être fixée par la sélection naturelle et devenir ainsi un caractère définitif au même titre que l'albinisme ou le mélanisme total.

II. C'est, d'autres fois, l'action des facteurs externes qui établit des homochromies entre les êtres. De nombreux faits montrent que des êtres très différents, soumis aux mêmes conditions d'existence, peuvent acquérir d'étroites ressemblances.

a. Des Éponges et des Ascidies, par exemple, fixées sur le même rocher, traversées par une circulation d'eau chargée d'éléments semblables, sont dans des conditions favorables pour tendre vers la même coloration (identité des pigments). De même les Insectes qui se nourrissent de feuilles vertes peuvent prendre la teinte de ces dernières, par suite de l'ingestion de la chlorophylle et de son dépôt dans les téguments (expériences de Poulton (Voy. p. 381). Le mode d'alimentation paraît donc suffire parfois pour établir des convergences de coloration. L'influence de la sélection semble alors de peu d'importance.

mer du pigment dans le poil. Mais l'albinos peut transmettre à ses descendants, suivant les cas, une ou deux diastases.

Cette hypothèse, comme le fait remarquer son auteur, est provisoire, mais elle est susceptible de vérification expérimentale.

b. Dans d'autres cas, les convergences de coloration me paraissent devoir être rattachées à des conditions d'éclairement. Nous connaissons les cas d'homochromies remarquables des Insectes que l'on a comparés à une véritable *photographie des couleurs* (Voy. p. 402 et 434).

D'autres êtres, les Algues (1), les Mollusques, les Crustacés (2) et les Poissons des diverses zones bathymétriques marines présentent aussi de curieuses convergences de coloration. On sait que les couleurs bleues et vertes de l'extrémité droite du spectre, fréquentes chez les espèces de la surface, font place dans la profondeur aux teintes rouges, orangées et jaunes de l'extrémité opposée. C'est ainsi que les Algues se répartissent dans les diverses zones marines d'après leur système de coloration : à la surface se trouvent les Algues bleues (colorées par la *phycocyanine*), puis viennent les Algues vertes (ne contenant que de la chlorophylle) ; les Algues brunes (colorées par la *phycophéine*) et enfin les Algues rouges colorées par la *phycoérythrine*). Les animaux qui habitent ces diverses zones rappellent par leur coloration celle des Algues parmi lesquelles ils vivent. De là l'idée de ressemblances mimétiques. Il me semble plus rationnel de les rapporter à une seule et même cause, la nature de la lumière du milieu. On sait que la lumière en traversant des couches

(1) Engelmann a donné l'explication suivante sur le mode de distribution des Algues dans les zones de diverses profondeurs. Les Algues sont réparties suivant leurs besoins : celles, par exemple, qui assimilent mieux dans le bleu (Algues rouges) sont surtout développées dans la zone où les rayons bleus et violets existent seuls. La coloration de ces végétaux est le résultat d'adaptations à des conditions particulières d'éclairement. L'Algue prend la couleur des radiations qui ne sont pas utilisées dans l'assimilation (radiations non absorbées) ; et la nature de ces radiations dépend de la composition de la lumière qui traverse le milieu.

(2) M. Bohn [01] a expliqué les variations de coloration des Crustacés vivant à des niveaux de diverses profondeurs par les différences qu'ils présentent dans leur activité. Les couleurs bleues et vertes des espèces de la surface seraient en relation avec leur grande activité. On sait que le pigment bleu de ces animaux résulte de la combinaison d'un lipochrome rouge avec les bases organiques probablement dérivées du fonctionnement musculaire. Dans les espèces moins actives de la profondeur, le lipochrome rouge persisterait seul.

d'eau de plus en plus épaisses se dépouille, en premier lieu des radiations les moins réfrangibles, de telle sorte que, à une certaine profondeur, il ne reste plus que les rayons de l'ultra-violet. D'autre part, j'ai montré par des expériences (Voy. p. 417) que des êtres à changements étendus de coloration (Triton, Rainette) placés derrière un écran bleu, c'est-à-dire éclairés par les radiations les plus réfrangibles prennent une teinte jaunâtre, tandis que lorsqu'ils sont placés derrière un écran vert et surtout derrière un écran rouge ils deviennent bleuâtres. Ces résultats expérimentaux concordent avec les faits observés dans la nature. Et quoique les expériences ne soient pas encore assez nombreuses pour qu'on puisse en tirer une conclusion définitive, il semble toutefois qu'en les rapprochant des faits il soit permis de penser que c'est la qualité et l'intensité de la lumière qui règlent la distribution de ces êtres dans les différentes zones et établissent entre eux des convergences de coloration.

On peut s'expliquer de même la coloration bleue du dos des Poissons et la coloration blanche de leur ventre ainsi que celle des représentants de la faune arctique. Nous avons vu, en effet, que la lumière et, d'une manière générale, les diverses conditions climatériques étaient suffisantes pour régler l'apparition ou la disparition du pigment. Mais il n'y a rien d'impossible à ce que, sur les variations déterminées par les agents extérieurs, la sélection n'intervienne à son tour pour en effectuer le triage.

Ainsi, l'action le plus souvent simultanée de l'humidité, de la chaleur et de la lumière a pour effet de déterminer le développement du pigment. Or ce dernier constitue dans les téguments un véritable écran capable de protéger l'animal contre les atteintes de la lumière. L'intervention de la sélection naturelle apparaîtrait dans le maintien de cette propriété, son accentuation même chez les êtres particulièrement exposés à l'action de cet agent. Aussi, voyons-nous se constituer, suivant les besoins des animaux, un véritable écran pigmentaire dont le fonctionnement paraît

subordonné aux avantages qu'ils en retirent. Chez ceux, par exemple, dont les téguments manifestent les propriétés des milieux troubles, c'est-à-dire chez les Vertébrés à peau bleue et verte, l'écran pigmentaire effectue un triage sur les radiations qui le frappent ; il ne laisse passer que les rayons calorifiques, et élimine les rayons chimiques (1). Mais nous savons que les rayons chimiques ont une action nocive sur les téguments. Les propriétés de cet écran paraissent donc constituer un avantage appréciable pour les êtres qui le présentent. Ce sont, en effet, des animaux à température variable ; si donc ils ont intérêt, d'une part, à être protégés contre les rayons nocifs, ils ont, par contre, tout avantage à recevoir les rayons calorifiques. On peut ainsi comprendre la fréquence des couleurs bleue et verte chez ces animaux.

Lorsque l'écran pigmentaire est noir (granules plus abondants ou plus volumineux), presque toute la lumière est absorbée. Un tel écran se retrouve dans la série animale jusque dans les formes les plus élevées à peau nue, comme l'Homme. Il constitue un mode de préservation très efficace contre les rayons chimiques (2), comme le montre l'expérience suivante de Finsen [94]. On expose l'avant-bras au soleil, pendant l'été, après avoir au préalable protégé une région déterminée par une couche d'encre de Chine. Au bout de trois heures, la région protégée est normale,

(1) Cet écran naturel est à rapprocher de l'écran artificiel constitué par des verres fumés (milieux troubles) employés par certains sujets dont les yeux, généralement peu pigmentés, sont particulièrement sensibles à l'action de la lumière.

(2) Une pratique très répandue chez les Marocains consiste à enduire le pourtour des yeux des enfants d'une teinture noire afin de les préserver des ophtalmies. De semblables pratiques se retrouvent chez diverses peuplades; les Polynésiens recouvrent leurs téguments d'une couche de peinture, avant le départ pour la pêche, afin d'éviter les dermatites solaires. Les Mincopies, les habitants des Nouvelles-Hébrides barbouillent leur corps de terres de diverses couleurs (ocre, chaux, etc.), de suie et de boue figurant des dessins variés. Ces bariolages ne sont pas uniquement faits dans un but ornemental; ils sont aussi destinés à préserver les téguments des rigueurs du soleil et de la piqûre des moustiques.

la région découverte est rouge et présente tous les symptômes caractéristiques de l'érythème solaire ; cet érythème est suivi d'une pigmentation assez intense. En répétant l'expérience sur l'avant-bras, non recouvert d'encre de Chine, on n'observe l'apparition de l'érythème que sur la région blanche correspondant à la partie enduite d'encre dans l'expérience précédente. Les régions voisines (pigmentées par l'érythème solaire) restent indemnes ; peut-être se pigmentent-elles davantage. Ces expériences sont à rapprocher de nombreux faits d'observation courante (par exemple, l'érythème des canotiers qui se développe sur les bras habituellement recouverts et respecte les mains continuellement à l'air libre). Il n'y a donc rien d'étonnant qu'un écran pigmentaire plus ou moins parfait correspondant aux diverses conditions climatériques (1) se constitue dans les races humaines. On sait, en effet, que d'une manière générale, celles-ci sont d'autant plus colorées que l'on se rapproche davantage de l'équateur (race blonde du nord, race brune du midi, races jaunes et noires des régions tropicales).

De même la couleur blanche des représentants de la faune arctique, déterminée d'ailleurs par l'action des agents extérieurs, semble être plutôt en rapport avec la régulation de la température qu'avec la défense de l'animal (couleur prémonitrice) suivant une opinion très répandue. On comprend, en effet, qu'un pelage de cette couleur, c'est-à-dire formé de tissus emprisonnant de l'air, soit moins bon conducteur de la chaleur qu'un pelage pigmenté. Les recherches de Richet [98] sur la chaleur animale confirment d'ailleurs cette opinion. Dans cinq expériences concordantes, cet auteur a trouvé que les Lapins blancs ne dégagent que 0,75 de la chaleur dégagée par les Lapins noirs ou gris dans le même temps. Les revêtements de cette nature doivent donc être regardés comme corres-

(1) Il est aussi possible que cet écran pigmentaire joue un rôle dans les phénomènes d'évaporation qui se produisent à la surface du corps (Voy. p. 384).

pondant à des écrans mauvais conducteurs de la chaleur, c'est-à-dire s'opposant aux pertes de calorique dues au rayonnement. Dans ce cas comme dans le précédent, l'action de la sélection naturelle ne peut donc que s'ajouter à celle des agents extérieurs.

Cette interprétation permet en outre de se rendre compte de certains faits qu'il est difficile de s'expliquer au premier abord. Si, en effet, chez quelques représentants de la faune arctique, tels que les Mammifères et les Oiseaux, la couleur blanche domine, il en est d'autres, les Insectes notamment, chez lesquels les variétés mélaniques se présentent au contraire avec une grande fréquence. On comprend que les effets de la sélection naturelle ne puissent être comparables chez des êtres de propriétés physiologiques si différentes. Les animaux à température constante, comme les Mammifères et les Oiseaux puisent en eux-mêmes la chaleur nécessaire aux manifestations vitales. Cette dernière, lorsque la température extérieure est basse, doit rester emmagasinée dans l'organisme, tout écart considérable dans la température du milieu intérieur étant incompatible avec l'existence, sauf chez les espèces hibernantes; elle y est retenue par des téguments mauvais conducteurs (poils et plumes). La couleur blanche constitue donc pour ces animaux une propriété avantageuse. Il n'en est plus de même pour les animaux à température variable. Ceux-ci ne peuvent produire une quantité de chaleur suffisante pour le bon fonctionnement des organes; ils sont obligés d'emprunter du calorique au milieu extérieur. Les échanges de ce dernier entre le milieu extérieur et le milieu intérieur se font alors à leur bénéfice. La couleur noire des téguments leur permet, en effet, de profiter de la présence temporaire des rayons solaires. Lord Walsingham a montré que les Insectes noirs se laissent pénétrer beaucoup plus que les autres par les rayons calorifiques. Ayant exposé au soleil plusieurs Lépidoptères placés sur de la neige, il remarqua que la fusion de celle-ci s'effectuait

beaucoup plus vite sous les Insectes noirs que sous les Insectes plus clairs.

La structure des téguments et leur coloration apparaissent donc comme des caractères étroitement liés aux échanges de calorique qui s'effectuent entre le milieu intérieur et le milieu extérieur. C'est ainsi que les téguments des animaux à température variable sont bons conducteurs de la chaleur, ce qui leur permet d'emprunter celle-ci au milieu extérieur. Les chromoblastes constituent des écrans tantôt à peu près fixes, tantôt très mobiles (1), qui éffectuent un triage sur les radiations lumineuses, laissant passer les rayons utiles et éliminant les rayons nuisibles. Les chromoblastes, à mouvements rapides, pourraient être comparés à des parasols de couleur, s'ouvrant et se fermant au gré de l'animal et suivant ses besoins. Ils rappellent par leur fonctionnement les phénomènes vaso-moteurs qui se produisent chez les êtres à température constante. On sait, en effet, que chez ceux-ci les modifications de la circulation cutanée provoquées par les agents extérieurs ont aussi pour effet de régler l'équilibre de température entre le corps et le milieu, en permettant les échanges, ou en les réduisant au minimum suivant les cas. L'écran pigmentaire mobile de l'animal à température variable est rem-

(1) Les changements de couleur résultant du jeu de ces écrans tels que ceux qui se produisent chez les Poissons et qui ont pour effet d'harmoniser leur teinte à celle du fond, ont le plus souvent pour point de départ des excitations lumineuses. D'après Pouchet, il y aurait dans ces changements un acte volontaire de la part de l'animal, mais comme l'a fait remarquer M. Giard « il faut voir dans ces faits une sorte d'automatisme constant et régulier, dans lequel la volonté n'entre en jeu que pour une faible part et d'une façon tout à fait secondaire. Quand un animal se trouve placé dans un milieu obscur, par exemple, le milieu absorbe tous les rayons du spectre et la rétine de l'animal ne se trouve pas excitée. Dans un milieu coloré, au contraire, la rétine subit une impression, et cette impression variable avec la nature des rayons, comme l'a montré Dewar dans des expériences, est transmise aux chromatophores par les nerfs sympathiques. Bien entendu, tous ces phénomènes se sont accrus sous l'influence de la sélection naturelle qui a trouvé là des effets avantageux pour la conservation de l'espèce. » (Giard, *Cours sur les Facteurs primaires de l'Évolution.*)

placé chez l'animal à température constante par le système circulatoire périphérique, très développé qui double l'écran pigmentaire fixe. Cet écran sanguin mobile rappelle d'ailleurs par ses propriétés (propriétés des milieux troubles) l'écran pigmentaire des formes plus simples. La ressemblance se poursuit même plus loin, les phénomènes chromato-moteurs et vaso-moteurs étant susceptibles de traduire, dans les formes élevées, en dehors de toute action extérieure, les divers états psychiques de l'être.

Les téguments des animaux à température constante sont, par contre, le plus souvent, recouverts de productions épidermiques (poils et plumes) qui les rendent très mauvais conducteurs de la chaleur (écran protecteur). La présence d'écrans colorés tels que ceux qui sont réalisés par les chromoblastes des animaux à température variable, devient alors complètement inutile.

Les différences, que manifestent dans leurs propriétés physiologiques ces deux sortes de formes animales, dépendent, en dernière analyse, de leur degré de perfectionnement organique.

En effet, l'animal à température constante emprunte au milieu extérieur presque toute l'énergie qui lui est nécessaire pour produire de la chaleur, d'une manière *indirecte* sous forme d'aliment, et il est capable de transformer l'énergie de tension qui y est accumulée (produits de déchet peu abondants et par conséquent pigments peu nombreux). Les téguments et leur coloration ont surtout pour rôle de l'isoler du milieu et de le rendre, dans certaines limites, indépendant de ses variations thermiques.

L'animal à température variable utilise bien lui aussi, en partie, l'énergie potentielle fournie par l'aliment, mais son organisation ne lui permet pas d'en transformer en énergie actuelle une quantité suffisante (abondance des produits de déchet et par conséquent abondance de pigments). Il est obligé de prendre *directement* dans le milieu

extérieur, sous forme de chaleur et de lumière (énergie solaire) l'énergie qui lui manque. Il est donc dépendant des conditions extérieures. Les échanges d'énergie avec le milieu sont réglés automatiquement. L'écran pigmentaire et par conséquent la coloration paraissent avoir précisément pour fonction d'en assurer l'équilibre.

Ces raisons d'ordre physiologique permettent de comprendre les différences qui distinguent, au point de vue des téguments et de leur coloration, les formes élevées à température constante, des formes plus simples à température variable. Et c'est dans cette gradation des écrans pigmentaires et dans leur organisation si bien appropriée au rôle qu'ils ont à remplir, que se manifesterait l'intervention de la sélection naturelle.

Il est intéressant de remarquer que les modes divers de défense employés par les êtres vivants contre la radiation et le rayonnement, se retrouvent en dehors d'eux et concourent à la même fin. Nous avons vu en effet que les téguments de certains animaux se défendent contre les radiations nocives par la formation d'écrans, dont les propriétés rappellent celles des milieux troubles. Or, l'atmosphère au sein duquel vivent les êtres animés présente une constitution semblable (Voy. p. 271). Il en résulte que l'être est protégé par un double écran : un premier écran en dehors de lui et insuffisant, l'atmosphère, et un second, développé dans son revêtement externe, constituant une barrière plus efficace. Il est permis de supposer que c'est grâce aux propriétés de l'écran externe, constitué par l'atmosphère primitive, que la matière vivante préservée des rayons nocifs a pu se développer. Quand cet écran, par suite de la dépuration atmosphérique et de la précipitation d'une grande partie de la vapeur d'eau qu'il contenait, est devenu insuffisant, le pigment serait apparu, développé par une lumière plus active et l'aurait suppléé. Les diverses modalités de ce nouvel écran ont été réglées ensuite par la sélection naturelle.

De même, la neige, au milieu de laquelle vivent les représentants de la faune arctique, constitue un écran mauvais conducteur dont les propriétés physiques et la structure rappellent celles des téguments de ces animaux; dans les deux cas, en effet, la couleur blanche résulte du même phénomène (1).

La neige, grâce à ses propriétés, protège le sol sous-jacent contre le rayonnement et abrite toute une flore et une faune de formes simples qui ne pourraient se maintenir par leurs moyens propres. Les êtres qui peuplent sa surface, et dont le pouvoir calorifique est élevé, luttent contre le rayonnement par un procédé semblable. La structure à laquelle est lié le développement de la couleur blanche, apparaît donc, dans les deux cas, comme un moyen de défense contre les conditions défavorables de température, que ce moyen soit employé par l'être lui-même (animaux à température constante) ou qu'il se réalise en dehors de lui (êtres simples à température variable).

c) Enfin, quoique plus indirecte, l'action prépondérante du milieu n'en apparaît pas moins dans les convergences établies par des habitudes semblables provenant d'un même mode d'existence. Les ressemblances de coloration, par exemple, que l'on observe entre les Insectes et les Oiseaux (2) (Oiseaux-Mouches), peuvent s'expliquer par une similitude d'habitudes imposée par les conditions de milieu. Elles paraissent être favorisées par ce fait que les téguments, en rapport des deux parts avec la fonction du vol, présentent un grand développement de productions épidermiques, très différenciées, propres à produire les jeux de lumière. Ces particularités ont permis à la sélection,

(1) On sait que la couleur blanche de la neige provient de la présence de nombreuses bulles d'air emprisonnées entre les cristaux de glace.

(2) J'ai montré plus haut (Voy. p. 265) l'importance, pour la coloration, des rapports des diverses parties du corps de l'Oiseau avec le milieu extérieur. Nous avons vu que ces derniers règlent, en effet, la distribution des différentes sortes de plumes et par conséquent la répartition des diverses colorations à la surface du corps suivant leur mode de production.

s'exerçant sur des êtres vivant dans des conditions identiques, d'établir certaines ressemblances. Les êtres s'adaptent chacun par leurs moyens propres, et par des voies différentes convergent vers la même fin.

Ainsi s'affirme la tendance à faire jouer aux agents extérieurs agissant directement ou indirectement sur l'être vivant, un rôle de plus en plus important. Dans cette conception, animaux et végétaux se défendent contre la lumière par des procédés semblables. Placés dans un même milieu, où les agents excitants sont identiques, ils doivent réagir de la même manière. Ils opposent à ces agents des pigments analogues. Dans un grand nombre de cas, ces pigments manifestent les mêmes propriétés ou sont de même couleur, et l'on arrive ainsi à cette conception du mimétisme, du moins quant à la coloration : *Il n'existe aucun lien entre la plante ou l'animal qui la simule, ou entre les animaux qui présentent des colorations semblables; tous réagissent séparément et parallèlement à un agent commun.*

RÉSUMÉ GÉNÉRAL

A. — Procédés de coloration.

La coloration des êtres vivants est due aux modifications que subissent les vibrations lumineuses en passant à travers les tissus, par suite : 1° d'une structure spéciale de ces tissus (*couleurs de structure*) ; 2° de la présence dans leurs éléments de matières colorantes appelées pigments (*couleurs pigmentaires*).

I. — *Couleurs de structure.*

Les couleurs de structure résultent de phénomènes optiques divers : 1° de phénomènes de *réflexion simple* ; 2° de phénomènes d'*interférence par les lames minces* ; 3° de phénomènes de *diffraction par les milieux troubles.*

1° *Phénomènes de réflexion simple.* — Ces phénomènes donnent tantôt la *couleur blanche*, tantôt un *aspect satiné ou velouté.* Au premier cas correspondent les teintes blanches des poils, des plumes, etc. La substance réfléchissante est constituée : par de l'air, des liquides incolores ou des matières solides pulvérulentes. Au second cas correspondent les aspects de certaines plumes, des ailes de quelques Papillons, etc., qui sont dus à des états spéciaux de la surface.

2° *Phénomènes d'interférence par les lames minces.* — Les couleurs changeantes rappellent les teintes des anneaux de Newton.

Je me suis basé pour établir l'identité de ces colorations sur les caractères suivants qui montrent bien que l'on a affaire, dans les deux cas, à un phénomène d'interférence par les lames minces et pas à autre chose : changement de teinte avec l'incidence; propriétés de la lumière réfléchie et de la lumière transmise (leurs teintes sont complé-

mentaires); modification des teintes quand on fait varier l'épaisseur des lames qui les produisent; identité des spectres (méthode des spectres cannelés de Fizeau et Foucault).

En outre, les téguments qui offrent ces colorations ont toujours une structure lamelleuse (lamelles de nature et de composition très diverses mais d'épaisseur très faible, de l'ordre du μ : cuticules des Vers et des Insectes; coquilles des Mollusques, écailles des Poissons, plumes des Oiseaux).

La présence d'un écran pigmentaire noir sous-jacent est une condition favorable à la manifestation de ces colorations.

3° *Phénomènes de diffraction par les milieux troubles.* — La couleur bleue de beaucoup d'animaux (Vertébrés) se produit par des phénomènes identiques à ceux qui se manifestent dans les milieux troubles.

L'identité de ces phénomènes résulte de la comparaison que j'ai pu établir d'une manière rigoureuse entre les peaux bleues et les milieux troubles. Comme ces derniers, les téguments qui présentent de telles colorations sont bleuâtres à la lumière diffuse et rougeâtres à la lumière transmise. Les mesures spectro-photométriques effectuées sur la peau (Pintade) et sur des milieux troubles artificiels (noir defumée, encre de Chine) donnent des résultats absolument comparables (constitution physique identique dans les deux cas).

Enfin l'examen microscopique de ces téguments m'a toujours révélé la présence de granulations de très petites dimensions (de l'ordre du μ) de nature et d'origine diverses (granules pigmentaires, tatouages, etc.).

La couleur verte provient souvent du mélange de cette couleur bleue avec une couleur pigmentaire jaune (Rainette, Grenouille verte, etc.).

La couleur bleue de certaines plumes (*Cotinga*, *Malurus*) se rattache également au phénomène des milieux troubles, comme l'ont montré, un peu postérieurement à mes expériences sur la peau, Häcker et Meyer. Mon propre travail sur ce point se borne à confirmer leurs résultats. Mais dans

ce cas, ce sont de petites bulles d'air contenues dans la couche superficielle de la barbe qui produisent le phénomène.

Dans les deux cas, on trouve toujours un écran noir absorbant qui met en valeur la teinte de la lumière diffusée.

II. — *Couleurs pigmentaires.*

Les couleurs pigmentaires sont produites par des corps de propriétés et de composition très variables qui se rattachent à deux groupes principaux: le premier comprenant les pigments élaborés dans l'organisme ou *pigments intrinsèques*; le second comprenant les pigments venus de l'extérieur ou *pigments extrinsèques* qui conservent dans l'organisme leurs caractères propres et y pénètrent par des voies diverses.

1° *Pigments intrinsèques.* — Les pigments intrinsèques peuvent être divisés en : *a*) habituels ou *proprement dits*, et *b*) *occasionnels*. Ceux-là proviennent du jeu normal de l'organisme ; ceux-ci sont des corps détournés de leur fonction ordinaire, des produits de déchet jouant occasionnellement le rôle de pigment.

2° *Pigments extrinsèques.* — Ils peuvent avoir les origines les plus variées ; ils sont quelconques.

La présence de pigments dans les tissus témoigne de leur vitalité. Les résultats de mes recherches (greffes pigmentées) concordent sur ce point avec ceux déjà obtenus par Maurel, Carnot et Lœb. Mais, dans mes expériences, la vitalité des greffes pigmentées se manifeste surtout par la rapidité de leurs processus de cicatrisation.

B. — Changements de coloration.

Les changements rapides de coloration sont sous la dépendance du système nerveux. Ils se produisent par voie réflexe. Les incitations les plus fréquentes résultent des impressions rétiniennes. Elles mettent en mouvement les

granules pigmentaires des chromoblastes par l'intermédiaire des nerfs chromato-moteurs.

L'appareil chromatique se présente à des degrés gradués de développement dans la série des formes à changements rapides de coloration.

Chez les Vertébrés à appareil chromatique perfectionné (Batraciens et Reptiles) la couleur bleue semble liée à l'état de dilatation des chromoblastes noirs (couleur structurale temporaire).

C. — Rapports de la coloration avec les milieux.

La coloration des êtres vivants est étroitement liée aux conditions extérieures : nourriture, état hygrométrique, chaleur, lumière.

a. La nourriture agit par sa quantité et surtout par sa qualité.

b. L'humidité, la chaleur et la lumière favorisent le développement du pigment cutané.

c. L'action excitante des rayons calorifiques et lumineux sur les chromoblastes croît avec la rapidité de leur mouvement vibratoire. (Expériences sur le Caméléon, les Tritons et la Rainette.)

D. — Théorie générale de la coloration et conclusion.

Les corps qui donnent lieu aux phénomènes de la coloration ne sont, en dernière analyse, que des produits d'excrétion qui se manifestent sous diverses formes, pigments, cuticules, etc.

Ces corps déterminent, suivant leurs propriétés optiques, soit des jeux de lumière (*couleurs de structure*), soit des phénomènes d'absorption (*couleurs pigmentaires*). De telle sorte que l'aspect de la coloration est la conséquence directe de l'état sous lequel se présentent ces produits d'excrétion.

Le mécanisme général de la coloration se réduit par suite aux rapports des phénomènes de l'excrétion avec les facteurs évolutifs.

Les matériaux qui fournissent à la fonction pigmentaire font habituellement partie de l'alimentation.

Les autres agents extérieurs : état hygrométrique, chaleur, lumière, agissent seulement comme excitants de la fonction excrétrice, soit directement sur les éléments cellulaires, soit indirectement par la mise en jeu des phénomènes vaso-moteurs.

La sélection naturelle intervient secondairement pour effectuer un choix parmi les variations causées par les facteurs primaires et fixer celles qui sont utiles à l'espèce (triage des écrans pigmentaires, etc.).

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1889. Angström (K.), Beobachtungen über die Durchstrahlung von Wärme verschiedener Wellenläge durch trübe Medien. *Wied. Ann.*, t. XXXVI.

1889. Arnaud, Recherches sur la carotine. Son rôle physiologique probable dans la feuille. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CIX.

1894. Audry (Ch.), Le pigment cutané. *Gazette hebdomadaire de Médecine.*

1901. Audry (Ch.), Note sur l'histologie de la Mélanodermie parasitaire. *Journal des maladies cutanées et syphilitiques.*

1902. Audry (Ch.), *Travaux de la Clinique de dermatologie et de syphiligraphie.*

1892. Audry (Ch.) et Lacroix, Examens. *Archives provinciales de chirurgie.*

1895-96. Auscher et Lapicque, Diabète bronzé. *Société anatomique*, 1895; *Archives de Physiologie*, 1896.

1893 *a*. Ballowitz, Die Nervenendigungen der Pigmentzellen. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, LVI.

1893 *b*. Ballowitz, Ueber die Bewegungserscheinungen der Pigmentzellen. *Biol. Centr.*, XIII.

1895. Ballowitz, Nussbaum, Kromeyer, Nathusius, Post, Dixon, etc., Résumés, in *Monatshefte.*

1902 *a*. Barret-Hamilton (G. T. H.), Origin of colour in Animal. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, IX.

1902 *b*. Barret-Hamilton, Extrait du *Journal of the Roy. Micr. Soc. London Pr.*

1891. Bataillon, Recherches anatomiques et expérimentales sur la métamorphose des Amphibiens anoures. *Thèse Sc. Paris.*

1903. Baylac (J.), Observation *in Thèse méd. Toulouse* (obs. II, p. 48). — — G. Raspide, De la valeur clinique de la lévulosurie alimentaire dans les maladies du foie et dans quelques affections.

1867. Becquerel (E.), La lumière, ses causes et ses effets (Paris).

1892. Beddard (F. E.), Animal Coloration (London).

1891-95. Bedriaga (J. von), Mittheilungen über die Larven der Molche. *Zool. anzeig.*, XIV, 1891, et XVIII, 1895.

1887. Bergé (A.), Des couleurs métalliques des Insectes. *Ann. Soc. Ent. Belg.*, XXXI.

1875. Bert (P.), Sur le mécanisme des changements de couleur chez le Caméléon. *C. R. Acad. des Sc.*, t. LXXXI.

1878. Bert (P.), Influence de la lumière sur les êtres vivants. *Revue scientifique* (2) p. 987.

1892. Biedermann, Ueber den Farbenwechsel der Frösche. *A. f. d. Ges. Phys.*

1878. Bimmermann, Ueber den Einfluss der Nerven auf die Pigmentzellen des Frosches. *Dissertation Strassburg.*

1892. Bimmermann, Ueber den Farbenwechsel den Frösche. *A. G. P.*, LI.

1880. Blanchard (R.), Peau des Lézards. *Soc. zool. de France.*
1883. Blanchard (R.), Sur les chromatophores des Céphalopodes. *C. R. Acad. des Sc.*, XCVI.
1890. Blanchard (R.), Sur une matière colorante des *Diaptomus*, analogue à la carotine des Végétaux. *C. R. Acad. des Sc.*, CX.
1891. Blaschko, *Verhandl. des X Intern. Kongres in Berlin A. f. dermat.*
1856. Bogdanow (A.), Note sur le pigment des plumes des Oiseaux. *Bull. de la Soc. nat. Moscou.*
1858. Bogdanow (A.), Étude sur les causes de la coloration des Oiseaux. *C. R. Acad. des Sc.*, t. XLVI.
1901. Bohn (G.), L'évolution du pigment. *Scientia, Biologie*, n° 11.
1879. Bonnier (G.), Les Nectaires. *Ann. Sc. nat. Bot.*, p. 27, 206.
1900. Bordage (E.), Sur les différentes colorations des Chrysalides de *Papilio Demoleus* et de *Danaïs chrysippus*. *Bull. Soc. Ent. Fr.*
1897. Boulenger, The tailless Batrachians of Europe (London).
1897. Boyce (R.) et Herdmann (W. A.), On a green Leucocytosis in Oyster associated with the presence of Copper in the Leucocytes. *Proc. Roy. Soc.*, I XII.
1814. Brewster, On the affections of Light transmitted through cristallized Bodies. *Philos. Trans.*
1899. Brissaud (E.), Leçons sur les maladies nerveuses (Paris).
1902. Brocq (L.), Conception générale des dermatoses, *Presse médicale.*
1869. Brown-Séquard, *Arch. de Physiol. norm. et pathol.*
1851. Bruecke, Ueber den Farbenwechsel der Chamäleonen. *Sitzungsber. Math. Naturw.*, Bd VII, *Akad. wiss. Wien*, p. 802.
1852. Bruecke, Ueber die Farben; welche trübe Medien in auffallenden und durchfallenden Lichte zeigen. *Sitz. Math. Naturw.*, Bd IX, *Akad. wiss. Wien*, p. 530.
1884. Bruecke (E.), Vorlesungen über Physiologie (Wien).
1895. Brunhes (B.), Idées nouvelles sur la photographie des couleurs, p. 612. *Rev. gén. des Sc.*, p. 609.
1901. Camichel (Ch.) et Bayrac (H.), Sur une nouvelle méthode permettant de caractériser les matières colorantes. *Journ. de Physique* et *C. R. Acad. des Sc.*, t. CXXXIII.
1901. Camichel (Ch.) et Jammes (L.), De l'emploi des écrans monochromatiques dans la recherche de l'action des radiations lumineuses sur les animaux. *Soc. Hist. nat. Toulouse*, t. XXXIV.
1901. Camichel (Ch.) et Mandoul (H.), Des colorations bleue et verte de la peau des Vertébrés. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CXXXIII.
1902. Camichel (Ch.) et Mandoul (H.), Expériences spectro-photométriques sur la peau. *Journ. de Physique*, 4e série, t. I. Paris.
1896. Carazzi (D.), Contributo all'istologia e alla fisiologia del Lamellibranchi. Ricerche sulle ostriche verdi. *Mittheil. Stat. Neapel*, XII.
1896. Carnot (P.), Recherches sur le mécanisme de la pigmentation. *Thèse Sc. Paris. Bull. scient. de France et de Belgique*, XXX.
1896. Carnot (P.) et Mlle Deflandre (Cl.), Persistance de la pigmentation dans les greffes épidermiques. *C. R. Soc. biol.*, 10e série, III.
1844. Carpenter, Report on the Microsc. Struct of Shells. *Brit. Assoc.*
1901. Chantemesse (A.) et Podwyssotsky (W.), Pathologie générale et expérimentale. Paris.
1861. Charcot (J.-M.), A propos d'un cas de canitie survenue très rapidement. *Gazette hebdomadaire.*

1896. Chatin (J.), Sur une coloration d'origine hépatique chez l'Huître. *C. R. Acad. des Sc.*, CXXII.

1894. Chatin (A.) et Muntz (A.), Étude chimique sur la nature et les causes du verdissement des Huîtres. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CXVIII.

1891. Chiarugi et Banchi, Influenza della temperatura sullo sviluppo della nova di Salamandrina perspicillata. *Monitor zool. ital.*, VII.

1897. Chiarugi et Livini, Della influenza della luce sullo sviluppo della nova degli Afibii. *Monit. Zool. ital.*, VIII.

1884-85. Christiansen, Untersuchungen über die optischen Eigenschaften von fein vertheilten Körpern. *Wiedmann. Ann.*, t. XXIII, 1884 et t. XXIV, 1885.

1869-1870. Church (A. H.), Researches on Turacin, on Animal Pigment containing Copper. *Chem. News*, vol. XIX, 1869. *Phil. Trans. Roy. Soc.*, 1870.

1849. Clausius (R.), Ueber die blaue Farbe des Himmels und die Morgen- und Abendröthe. *Pogg. Ann.*, t. LXXVI.

1853. Clausius, Ueber das Vorhandenseyn von Dampfbläschen in der Atmosphäre und ihren Einfluss auf die Lichtreflexion und die Farben derselben. *Pogg. Ann.*, t. LXXXVIII.

1877. Clément (C.), La couleur des plumes. *Bull. Soc. Sc. nat. Nîmes.*

1899. Compan, Transmission de la lumière par les milieux troubles. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CXXVIII.

1901. Cornil (V.) et Ranvier (L.), Manuel d'Histologie pathologique. Paris.

1892. Coste (F. H. P.), On Insect. Colours. *Nature.*

1861. Coste (P.), Voyage d'exploration sur le littoral de la France et de l'Italie. Industrie de Marennes, 2e édit., p. 109. Paris.

1903. Cotte (J.), Contribution à l'étude de la nutrition chez les Spongiaires. *Bull. scient. de France et de Belgique*, t. XXXVIII.

1885. Crova (A.), Comparaison photométrique des lumières de teintes différentes. *Ann. de chimie et de physique*, 6e série, t. VI. Paris.

1889. Crova (A.), Sur l'analyse de la lumière diffusée par le ciel. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CIX, p. 493.

1890. Crova (A.), Sur l'analyse de la lumière diffusée par le ciel. *Ann. de Chimie et de Physique*, 6e série, t. XX, 1890 et XXIV, 1892 p. 480 et p. 543.

1895-96. Cuénot, Moyens de défense dans la série animale. *Aide-Mémoire.* Paris.

1902. Cuénot (L.), La loi de Mendel et l'hérédité de la pigmentation chez les Souris. *Arch. Zool.*, t. X.

1903. Cuénot (L.), Hypothèse sur l'hérédité des couleurs dans les croisements des Souris noires, grises et blanches. *C. R. Soc. Biol.*

1893. Cunningham (J. T.), Researches of the Coloration of Flat. fishes. *J. Mar. Biol. Ass.*, t. III.

1902. Darier (J.), Mélanodermie. *In : Pratique dermatologique* de Besnier, Brocq et Jacquet, t. III.

1898. Dastre (A.) et Floresco (N.). Fonction martiale du foie chez tous les animaux en général. *Arch. Physiol.* et *C. R. Acad. des Sc.*, t. CXXVI.

1899. Dastre (A.) et Floresco (N.), Contribution à l'étude des chlorophylles animales. Chlorophylle du foie des Invertébrés. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CXXVIII.

1888. Defontaine, Coup de soleil électrique. *Sem. méd.*, p. 5.
1877. Descouts, Sur les causes et la coloration violacée des Huîtres du bassin d'Arcachon. *C. R. Acad. des Sc.*, t. LXXXV.
1902. Dieulafé (L.) et Mandoul (H.), Recherches expérimentales sur les greffes cutanées diversement pigmentées. *Assoc. franç. av. sc., C. R. 31e session*. Montauban.
1864. Dorfmeister (G.), Ueber die Einwirkung verschiedener während der Entwicklungsperiode angewendeter Wärmegrade auf die Färbung und Zeichnung der Schmetterlinge. *Mittheil d. Naturw-Vereins f. Steiermark.*
1879. Dorfmeister (G.), Ueber den Einfluss der Temperatur bei der Erzeugung der Schmetterlingsvarietäten. *Mitth. d. Naturw Vereins f. Steiermark.*
1893. Dutartre, Coloration de la peau chez la Grenouille. *Congrès pour l'avancement des sciences*. Besançon.
1897. Duval (Mathias), Précis d'histologie. Paris.
1885. Ehrmann, Untersuchung. über die Phys. des Haut Pigmentes. *Arch. für Dermat. u. Syphilis.*
1888. Eimer (Th.), Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachsens. *Iena.*
1890. Eimer (Th.), Organic Evolution as the Result of the Inheritance of acquired characters according to the laws of Organic grouth. *Trans. by Y. C. Cunningham London.*
1895. Eimer (Th.), Ueber die Artbildung und Vernandtschaft beiden Schwalbenschwanzartigen. Schmetterlinge. *Verch. deutsch. Zool. Ges.*
1897. Eimer (Th.), On species Formation or the segregations of the Chain of living organismus into species. *Transl. by T. J. M. Cormack.* The Monist, VIII.
1887. Eisig, Die Capitelliden. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel.*
1889. Famintzin, Beitrag zur Symbiose von Alguen und Tieren. *Mém. Acad. Imp. Sc. St.-Pétersbourg*, 36.
1842. Fatio, Des diverses modifications dans la forme et la coloration des plumes.
1898. Faussek (V.), Ueber die Ablagerung des Pigmentes bei Mytilus. *Z. Wiss. Zool.*, LXV.
1899. Fauvel, Sur le pigment des Arénicoles. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CXXIX.
1894. Finsen, Les rayons chimiques et la variole. *Semaine médicale*, p. 303.
1896. Fischel (A.), Ueber Beeinflussung und Entwicklung des Pigmentes. *Archiv für mikroscopische Anatomie*, t. XLVII.
1896. Fischel, Ueber Beeinflussung der Pigmentirung durch Wärme und Licht. *Lotos Prag.*
1895. Fischer (E.), Transmutation der Schmetterlinge in Folge von Temperaturänderungen. Experimentelle Untersuchungen über die Phylogenese der Vanessen. Berlin.
1897. Flemming (W.), Einfluss von Licht und Temperatur auf die Färbung der Salamanderlarve. *Physiol. Ver. Kiel. — Munschen med. Wochenschr. Jahrb.*, XLIV. — Weitere Bemerkungen über den Einfluss von Licht und Temperatur auf die Färbung der Salamanderlarve. *Archiv mikr. Anat.*, XLVIII.
1901. Floresco (N.), Relations entre le foie, la peau et les poils au point de vue des pigments et du fer. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CXXXIII.

1878. Frédéric (L.), Sur l'organisation et la physiologie du Poulpe. *Bull. Acad. Roy. Belg.*, XLVI.
1903. Furth (Otto von), Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. Jena.
1882. Gadow (H.), The coloration of Feathers as affected by structure. *Proc. of the Zool. Soc.* et *Bronn's Thierreich*, n° 4.
1899. Gamble (F. W.), The Power of Colour-change in Animals. *Trans. and Ann. Report of the Manchester Micr. Soc.*
1900. Gaucher (E.), Étiologie du Vitiligo. *Revue de médecine.*
1902. Gaucher (E.). Sémiologie de la peau. *Traité de Pathologie générale* de Bouchard.
1901. Gauthier (A.), Le rôle de l'arsenic chez les animaux. *Rev. gén. des Sc.*
1903. Gessard (C.), Sur la formation du pigment mélanique dans les tumeurs du Cheval. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CXXXVI.
1872-73. Giard (A.), Recherches sur les Ascidies composées. *Arch. Zool. Expériment.*, vol. I et II, 1872, p. 557.
1901. Gilbert (A.) et Lereboullet (P.), La cholémie simple familiale. *Sem. méd.*
1902 *a*. Gilbert (A.) et Lereboullet (P.), La cholémie simple familiale. *Gaz. hebd. méd.*
1902 *b*. Gilbert (A.) et Lereboullet (P.), Les mélanodermies d'origine biliaire. *Soc. méd. des Hôp.*
1903. Gilbert, Herscher et Posternak, Sur la réaction de Gmelin dans les milieux albumineux (*Soc. de Biol.*, 2 mai), et sur la valeur de l'anneau bleu produit par le réactif de Gmelin dans certains sérums (réaction de Hayem). *Soc. de Biol.*, 9 mai.
1883-84. Girod (P.), Recherches sur la peau des Céphalopodes. *Arch. de Zool. expérim.*, I, 1883, et II, 1884.
1888. Gouy (G.), Note sur le mouvement brownien. *Journ. de Phys.*, p. 561.
1895. Gouy, Les mouvements browniens et les mouvements moléculaires. *Rev. gén. des Sc.*, p. 2.
1895. Graf (A.), Ueber den Ursprung des Pigments u. der Zeichnung bei den Hirudineen. *Zool. Anzeig.*, t. XVIII.
1897. Grassi, The reproduction and metamorphosis of the common Sel. (*Anguilla vulgaris*). *Proc. R. Soc. London*, LX.
1901. Hæcker (V.) et Meyer (G.), Die blau Farbe der Vogelfedern. *Zoologische Jahrbücher. Abth. für systematik Geographie u. Biol. der Thiere J. W. Spengel*, 28 nov.
1891. Hammer, De l'influence de la lumière sur la peau humaine. *Semaine médicale*, p. 402.
1854. Harless, Ueber die Chromatophoren des Frosches. *Zeit. f. wiss. Zool.*
1867. Helmholtz, *Handbuch der Physiol. Optik.*
1898. Holt (W. L.), On the Breeding of the Dragonet (*Callionymus lyra. The Marine Biological Association's Aquarium at Plymouth*), with a preliminary account of the Elements and some remarks on the significance of the sexual Dimorphisme. — *Proceedings of the general meetings for scientific Business of the Zoological Society of London*, Part II.
1889. Hopkings (F. Gowland), Pigment in Yellow Butterflies. *Abst. Proc. Chem. Soc.*
1892. Hopkings (F. Gowland), Pigments of Lepidoptera. *Nature*, t. XIV.

1894. Hopkings (F. Gowland), Pigments of the Pieridæ. *Proc. Roy. Soc. London*, t. VIII.
1881. Hoppe-Seyler, *Physiologische Chemie.*
1891. Hurion, Transmission de la lumière à travers les milieux troubles. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CXII.
1892. Jadassohn, Ueber Pigmentsverschleppung aus der Haut (Pityriasis rubra pilaris). *Arch. f. Dermat. u. syphilis.*
1887. Jamin et Bouty, *Cours de physique de l'École polytechnique*, p. 584. Paris.
1901. Jammes (L.) et Mandoul (H.), Les Amphibiens de la région toulousaine. *Soc. Hist. nat. Toulouse.*
1891-92. Jarisch, Zur Anatomie und Herkunft des Oberhant- und Haarpigmentes beim Menschen und den Säugethieren, 1891, t. XXIII. — Ueber die Bildung des Pigmentes in den Oberhautzellen, t. XXIV, 1892. *Arch. f. Dermat. u. Syphilis.*
1901. Jolly, Rôle des phosphates dans l'activité du système pileux. *Soc. de méd. et de chir. pratique.*
1899. Judd (S. D.), The Efficiency of some protective adaptation in Securing Insects from Birds. *Amer. Natural*, XXXIII.
1891. Kaposi, Ueber Pathogenèse der Pigmentirungen und Entfärbung der Haut. *Arch. f. Derm. u. Syphilis.*
1888. Karg, Studien über transplantirte Haut. *A. f. An. u. Phys.*
1900. Kathariner (L.), Versuche über den Einfluss der verschiedenen Strahlen des Spectrums auf Puppe und Falter von Vanessa urticæ und V. lo III. *Zeitschr. En.*
1889. Kelsch et Kiener, Traité des maladies des pays chauds.
1878. Klemensiewicz, Beiträge zur Kenntniss des Farbenwechsels der Cephalopoden. *Sitz. der K. Akad. der Wissenschaften*, LXXVIII, III Abth.
1873. Koch (G.), Die indo-australische Lepidopteren. Fauna. Berlin.
1884. Krukenberg, Vergleichend-physiologische Vorträge, 1° Bd III, Grundzüge einer vergleichenden Physiologie der Farbstoffe und der Farben. *Heidelberg.*
1872. Blanchère (De la), Sur les changements de coloration produits chez les Poissons par les conditions d'habitat. *C. R. Acad. des Sc.*, t. LXXV.
1889. Langley (M. S. P.), Énergie et vision (traduit par Ch. Baye). *Ann. de Chim. et de Phys.*, 6e série, t. XVII, p. 62. Paris.
1870. Lankester (E. R.), On green Oysters. *Q. Journ. Micr. Sc.* (2), vol. XXVI.
1895. Lankester (E. R.), Green Oysters. *Nature*, vol. LII.
1892. Le Dantec, Recherches sur la symbiose des Algues et des Protozoaires. *Ann. Inst. Pasteur.*
1901. Lehman (R.), De la ligne brune abdominale. *Thèse méd. Paris.*
1902. Lereboullet (P.), Les cirrhoses biliaires. *Th. méd. Paris.*
1889. Letellier (A.), Recherches sur la Pourpre. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CIX.
1902. Levrat (D.) et Conte (A). Sur l'origine de la coloration naturelle des soies de Lépidoptères. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CXXXV.
1899. List (Th.), Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Ablagerung von Pigment. *Arch. Ent. Mech.*, VIII.
1858. Lister, On the cutaneous pigmentary system of the frog. *Phil. Trans.*
1897. Loeb, Transplantation d'un fragment de peau blanche sur la peau noire et inversement. *Ann. Biol.*
1895. Macallum (A. B.), On the distribution of assimilated Iron Compounds,

other than Hæmoglobin and Hæmatins, in Animal and vegetable Cells. *Q. J. M. S., P. R. Soc. London*, t. I, VII.

1883. Mac Munn, On the occurence of Chlorophyll in Animals. *Rep. of the Britisch. Assoc. for the advance of Science, Southport.*

1885. Mac Munn, Further observation on Enterochlorophyll and allied Pigments. *Proc. Roy. Soc.*, t. CLXXVII.

1889. Mac Munn, Contribution to Animal chromatology. *Quart. Journ.Micr. Sc.*, t. XXX.

1899. Mac Munn, On the gastric gland of Mollusca und decapod Crustacea, its structure and function. *Proc. Roy. Soc.*, n° 64.

1889. Maklakow, Influence de la lumière électrique sur les yeux. *Semaine médicale*, p. 40.

1899. Mandoul (H.), Pigmentation des Poissons. *C. R. XXXVIIe Congrès des Soc. savantes.* Toulouse.

1902 *a*. Mandoul (H.), Sur la cause des colorations changeantes des téguments. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CXXXV.

1902 *b*. Mandoul (H.), Recherches sur l'influence des radiations monochromatiques sur les colorations tégumentaires. *Ass. franç. pour l'avancement des sciences. C. R.* 31e *session. Montauban.*

1885. Marchal (H.), Coloration des animaux. *Rev. scientifique.*

1896. Maurel, Persistance et disparition de la pigmentation dans les greffes dermo-épidermiques. *C. R. Soc. de Biol.*

1889. Mascart, *Optique*, t. I., p. 335.

1896. Meldola (R.), The utility of specific characters and physiological correlation (The president's adress). *Pr. Ent. Soc. London.*

1881. Merejkowsky, Sur la tétronérythrine dans le règne animal et sur son rôle physiologique. *C. R. Acad. des Sc.*, t. XCIII.

1883. Merejkowsky, Nouvelles recherches sur la zoonérythrine et autres pigments animaux. *Bull. Soc. Zool.*, t. VIII.

1892-93. Merrifield, The Colouring of Chrysophanus Phlaeas as affected by temperature. The *Entemologist.*

1896. Merrifield (F.), The colouring of Pupæ of P. machaon and P. Napi caused, by the exposure to coloured surroundings of the larvæ preparing to pupate. *Tr. Ent. Soc. London*, XXX.

1899. Merrifield (F.) et Poulton (E. B.), The colour relation between the pupa of Papilio Machaon Pieris napi and many other species and the surroundings of the larvæ preparing to pupate, etc. *Tr. Ent. Soc. London.*

1901. Metchnikoff, Sur le blanchiment des cheveux et des poils. *Ann. de l'Inst. Pasteur*, 1901, n° 12.

1902. Michel (L.), Les mélanodermies biliaires. *Thèse méd. Paris.*

1901. Möller (M.), Influence de la lumière sur la peau. *Bull. Méd.*, p. 303.

1894. Mossé. *Congrès de Lyon*, 1894, et *Gaz. hebd. de méd. et de chir.*, 1895.

1897. Nencki (M.), Sur les rapports biologiques entre la matière colorante des feuilles et celle du sang. *Arch. Sc. biol. de l'Inst. imp. de méd. expér. de Saint-Pétersbourg.*

1895. Nuel, Audition colorée. *In : Dict. Physiol.* de Ch. Richet.

1888. Neumann, Beitrage zur Kenntniss der path. pig. *Virch. Arch.*, t. CXI.

1897. Newbigin, The pigments of the Decapoda Crustacea. *Journ. Physiol. London*, XXI.

1898. Newbigin, Colour in Nature. A study in Biology. London.

1901. Okamura, Zur Kenntniss der systematisirten nævi und ihres Ursprungs. *Arch. f. Dermat. und syphilis.*

1891. Phisalix (C.), Sur la nature des mouvements des chromatophores des Céphalopodes. *C. R. Acad. des Sc.*, t CXIII.

1899. Pizon, Sur la coloration des Tuniciers et la mobilité de leurs granules tégumentaires. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CXXIX.

1895-96. Plateau (F.), Comment les fleurs attirent les Insectes. *Bull. Ac. Belgique.*

1894. Post (H.), Ueber normale und pathologische Pigmentirung der Oberhautgebilde. *Virchow's Arch.*, t. CXXXV.

1848. Pouchet, Sur la mutabilité de la coloration des Rainettes et sur la structure de leur peau. *C. R. Acad. des Sc.*, t. XXVI.

1864. Pouchet, Des colorations de l'épiderme. *Thèse méd. Paris.*

1872 *a*. Pouchet, Sur les colorations bleues chez les Poissons. *C. R. Acad. des Sc.*, t. LXXIV.

1872 *b*. Pouchet, Sur les rapides changements de coloration provoqués expérimentalement chez les Poissons. *Journ. de l'Anatomie.*

1874. Pouchet, Influence de l'Ablation des yeux. *Journ. Anat. et Phys.*

1875. Pouchet, Sur la coloration bleue des Oiseaux et des Mammifères. *Soc. Biol.*

1877. Pouchet, Des changements de coloration sous l'influence des nerfs. *Journ. de l'Anatomie*, p. 41.

1878. Pouchet et Tourneux, Précis d'Histologie humaine et d'Histogénie.

1885. Poulton (E. B.), The essential Nature of the Colouring of Phytophagous larvæ (and their Puppæ) with an Account of some Experiments upon the Relations between the Colour of such Larvæ and that of their Food-plants. *Proc. Roy. Soc. London*, vol. XXXVIII.

1889. Poulton (E. B.), The colours of Animals. *International science, series.* London.

1893. Poulton (E. B.), The experimental Proof that the Colours of Certain Lepidopterous larvæ are largely due to modified plant Pigments derived from Food. *Proc. Roy. Soc. London.*

1902. Rabé, Pathogénie du Diabète bronzé. *Presse médicale*, p. 183.

1897. Rabl (H.), Pigment und Pigmentzellen in der Haut der Wirbelthiere. *Anat. Hefte*, Abth. II, Bd VI.

1901. Rabl (H.), Ueber die Chromatophoren der Cephalopoden. *Verch. Deutsch. Zool.*

1895. Racovitza, Rôle des amibocytes chez les Annélides polychètes. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CXX.

1899. Rayleigh (Lord), On the transmission of Light-through an Atmosphere containing Small Particles in Suspension, and on the Origin of the Blue of the Sky. *Phil. Mag.*, XLVII.

1816. Réaumur, Sur la matière qui colore les Perles fausses et sur quelques autres matières animales d'une semblable couleur à l'occasion de quoi on essaye d'expliquer la formation des écailles des Poissons. *C. R. Acad. des Sc.*

1902. Regnault (J.), Médecine et pharmacie chez les Chinois et les Annamites. Paris, et *Presse médicale*, 1903, p. 402.

1882. Renaut, Dermatoses. *Dict. Dechambre*, ou *Anat. de la Peau*, ou *Ann. de Dermatologie* : ou Clasmatocystes, *Traité d'Histologie.*

1886. Retterer, Pigment. *Dict. Dechambre.*

1898. Richet (Ch.), Chaleur, p. 136, *Dict. Physiol.*, de Ch. Richet.

1902. Rispal et Baylac, Ictère catarrhal prolongé. *Soc. méd. Toulouse.*
1897. Rosenstadt (B.), Studien über die Abstammung und die Bildung des Hautpigments. *Arch. Mikr. Anat.*, Bd LXIX.
1903. Roux (E.), Sur les microbes dits « invisibles ». *Bull. Inst. Pasteur.*
1882. Ryder (J.), Supplementary Note on the. Coloration of the blood corpuscles of the Oysters. *Rep. U. S. Comm. Fish Fisher.*
1889. Schmidt (M. B.), Ueber die Verwandschaft der hæmatogenen und autochtonen Pigmente. *Virch. Arch.*, t. CXV.
1896. Schröder (Ch.), Experimentelle Untersuchungen bei den Schmetterlingen und deren Entwickelungszustände. *Woch. Int.*, 1.
1893. Schwalbe, Ueber den Farbenwechsel Winterweisser Thiere. *Morph. Arb. Schw.*, Bd II.
1895. Semon (R.), Entstehung u. Bedeutung der embryonalen Hüllen u. Anhangsorgane der Wirbelthiere. *C. R. Third. Zool. Congres Leyden.*
1880. Semper, Die Naturlichen Existenzbedingungen der Thiere. Leipzig.
1898. Shepiloff (Mlle C.), Chromatophores. *Dict. de Physiologie* de Ch. Richet, t. III.
1896. Simroth (H.), Ueber die einfachen Farben im Thierreich. *Biol. Centralbl.*, XVI.
1897. Smith (G. W.), Melanism and climatal conditions. *The Entomologist.*
1897. Stark, Untersuchungen über Russ. *Wied. Ann*, t. LXII.
1901. Steinach. Ueber die Chromatophoren. Muskeln der Cephalopoden. *Vor. Mitt. Lotos. Prag.*
1851. Stokes, *Trans. of the Camb. Phil. Soc.*, t. IX.
1885. Unna, Ueber das Pigment der Menschlichen Haut. *Monatsh. f. Dermat.*
1894. Unna, Die Histopathologie der Hautkrankheiter. Berlin.
1890. Urech (F.), Chemisch Analytische, Untersuchungen an lebenden Raupen Puppen u. Schmetterlingen u. an ihren secreten. *Zoolog. Anzeig.*, t. XIII.
1891. Urech (F.), Beobachtungen über die verschiedenen Schuppenfarben u. die zeitliche Succession ihres Auftretens (Farbenfelderung) auf den Puppenflügelchen von Vanessa urticæ u. Io. *Zool. Anzeig.*, t. XIV.
1893. Urech (F.), Beiträge zur Kenntniss der Farbe von Insektenschuppen. *Zeitschr. Wissens. Zool.*
1896. Urech (F.), Beobachtungen von Compensations vorgangen in der Farbenzeichnung bezw. unter dem Schuppenfarben an durch thermische Einwirkungen enstanden aberrationen und Subspecies einiger Vanessa. Arten Erwägungen darüber u. über die phyletische Recapitulation der Farbenfelderung in d. Ontogenèse. *Zool. Anzeig.*, t. XIX.
1899. Urech (F.), Kennzeichmung und kritische Bemerkungen über Terminalogisches Wärmeenergetriches und Farbenevolution meiner erzielten aberrationen von Vanessa Io und urticæ. *Zool. Anzeig.*
1841. Valenciennes (A.), Sur les causes de la coloration en vert de certaines huitres. *Journal de Pharmacie*, 27, p. 155.
1881. Variot et Desfosses, Pigment de la Seiche. *Soc. Biol.*
1853. Virchow, Chromatophoren beim Frosch. *Arch. f. Pathol. Anat.*
1900. Viré (A.), La faune souterraine de France. *Thèse Sc. Paris.*
1884. Waldeyer, Atlas d. Menschl und Thierisch Haare. Lahr.

1902. Widal (P.) et Ravaut (P.), Ictère chronique acholurique congénital chez un homme de vingt-neuf ans. *Soc. Méd. des Hôp.*

1888-89. Widmark, De l'influence de la lumière sur la peau. *Verhandl. der biol. Vereins in Stockolm.*

1895. Wiener (Otto), Farbenphotographie durch Körperfarben u. mechanische Farbenanpassung in der Natur. *Ann. Phys. und Chemie*, IV.

1854. Wittich (Von), Entgegnung auf H. Harless's über Chromatophoren des Frosches. *Muller's Archiv.*

1878. Yung (E.), Contribution à l'Histoire de l'Influence des milieux sur les êtres vivants. *Arch. Zool. expériment.*

1866. Zaleski, Medicin chemische Untersuchungen.

1893. Zopf (W.), Beiträge zur Physiologie und Morphologie niederer Organismen. Leipzig, Heft 3. Ueber Produktion von carotinartigen Farbstoffen bei niederen Tieren, p. 26-34.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE III

Fig. 1. *Peau de Rainette soumise à l'action de la lumière rouge* (radiations calorifiques). — Les chromoblastes sont largement étalés et forment, par leurs arborisations, un réseau de traînées bleuâtres disposées autour des orifices des glandes cutanées qui apparaissent comme des points blancs. Les chromoblastes jaunes non distincts forment un fond presque entièrement masqué par les chromoblastes noirs étalés. La peau a un aspect gris bleuâtre.

Fig. 2. *Peau de Rainette soumise à l'action de la lumière verte.* — Peu différente de la précédente. Les chromoblastes noirs sont moins étalés et découvrent un peu plus le fond pigmentaire jaune. La peau a une teinte verdâtre.

PLANCHE IV

Fig. 3. *Peau de Rainette soumise à l'action de la lumière bleue* (radiations chimiques). — Les chromoblastes noirs sont complètement contractés; ils apparaissent comme des points noirs opaques, se détachant nettement sur le fond pigmentaire jaune. Cette dernière teinte domine.

Fig. 4. *Peau de Rainette témoin* (*normale*). — L'état des chromoblastes rappelle ceux de la figure 1 et surtout de la figure 2. La peau est verdâtre.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION 225

PREMIÈRE PARTIE

CHAPITRE PREMIER. — **La couleur. Ses causes** 228
La lumière et la couleur 228
Causes de coloration 230

CHAPITRE II. — **Couleurs de structure** 234
1° *Couleurs dues à la réflexion simple* 234
Couleur blanche 234
Aspects satiné et velouté 235
2° *Couleurs dues aux interférences par les lames minces* 236
Comparaison directe avec les couleurs des anneaux de Newton 237
Comparaison indirecte par la méthode des spectres cannelés de Fizeau et Foucault 244
Réalisation de la structure lamelleuse dans les téguments 246
Structure lamelleuse par dépôts tégumentaires 246
Coquille des Mollusques 246
Poissons et Batraciens 247
Structure lamelleuse par cuticules 250
Vers 250
Insectes 250
Oiseaux 252
Résumé 265
3° *Couleurs dues à la diffraction par les « milieux troubles »* 266
Comparaison des peaux bleues et vertes avec les « milieux troubles » 268
Propriétés des « milieux troubles » 269
Vérification spectrophotométrique 273
Réalisation des « milieux troubles » par les téguments 280
Milieux troubles pigmentaires (peaux bleues et vertes) 281
Milieux troubles par tatouage 284
Milieux troubles par bulles gazeuses (plumes) 285
Résumé 289

CHAPITRE III. — **Couleurs pigmentaires** 289
Pigments 291
I. *Pigments intrinsèques* 292

a. Pigments proprement dits..... 292
Pigments hydrocarbonés. — Lipochromes..... 292
Pigments azotés. — Hémoglobine et ses dérivés..... 298
Mélanines. — Pigment ocre. — Pigment palustre..... 300
Mélanines proprement dites..... 301
Origine des mélanines..... 303
Fin de la mélanine. — Cycle pigmentaire..... 305
b. Pigments occasionnels. — Pigments uriques..... 307
II. *Pigments extrinsèques (ou introduits)*..... 309
Chlorophylles et entérochlorophylles..... 309
Divers états du pigment..... 315
Pigment dissous..... 316
Granule pigmentaire..... 316
Cellule pigmentaire..... 321
Propriétés de la cellule pigmentée. — Greffes pigmentées..... 322

CHAPITRE IV. — **Colorations pathologiques**..... 326
A. *Colorations à pigments extrinsèques*..... 328
I. Colorations à pigments extrinsèques pénétrant par effraction..... 328
Tatouages..... 328
Dermatoses parasitaires..... 329
II. Colorations à pigments extrinsèques pénétrant par ingestion..... 330
Argyrie..... 330
B. *Colorations à pigments intrinsèques*..... 330
I. Colorations biliaires..... 330
II. Colorations sanguines..... 331
Taches vasculaires..... 331
Taches vasculaires congénitales. — Nævi vasculaires..... 332
Taches vasculaires acquises..... 332
Colorations sanguines proprement dites..... 333
III. Colorations pigmentaires ou dyschromies..... 333
1° Dyschromies à pigments dérivés de l'hémoglobine..... 334
Mélanodermies à pigment ocre..... 334
Mélanodermie palustre..... 335
2° Dyschromies à pigment mélanique normal..... 335
Dyschromies congénitales..... 336
Hyperchromies congénitales diffuses. Nigritie..... 336
Hyperchromies congénitales circonscrites. Nævi pigmentaires lisses..... 336
Achromies congénitales diffuses. Albinisme..... 337
Achromies congénitales circonscrites. Albinisme partiel..... 337
Dyschromies congénitales métamériques..... 338
Dyschromies acquises..... 339
a. Dyschromies acquises de causes internes..... 340
Mélanodermies biliaires..... 340
Dyschromies nerveuses..... 341
Dyschromies toxiques ou médicamenteuses..... 344
b. Dyschromies acquises de causes externes..... 345
Dyschromies de causes mécaniques..... 345

Dyschromies de causes physiques 345
Dyschromies de causes chimiques 345
Dyschromies de causes parasitaires 346
Conclusion. — Rapports des pigmentations pathologiques avec la pigmentation normale 346

Chapitre V. — **Changements de coloration** 348
Mécanisme des changements de coloration 349
Réflexe chromatique 349
Changements de coloration dans la série animale 357
1° Changements de coloration dus à des chromoblastes simples 357
a. Les colorations produites sont uniquement pigmentaires 357
b. Les colorations produites sont à la fois pigmentaires et structurales 358
2° Changements de colorations dus à des chromoblastes composés ou chromatophores 363
Résumé 365

Chapitre VI. — **Répartition de la coloration** 366
Distribution dans la série animale des divers modes de coloration 366
Protozoaires 366
Spongiaires 366
Cœlentérés 367
Cœlomates 368
Vers 368
Mollusques 368
Arthropodes 369
Échinodermes 370
Tuniciers 371
Vertébrés 371
Races humaines 374
Conclusions 377

Chapitre VII. — **Coloration et milieu** 379
Influence de la nourriture sur la coloration 380
Influence de l'état hygrométrique du milieu sur la coloration 382
Influence de la température sur la coloration 385
Influence de la lumière sur la coloration 387
Influence des radiations monochromatiques sur la coloration 394
Procédés d'isolement des radiations monochromatiques 394
1° Méthode directe :
a. Procédé des écrans monochromatiques ou pseudo-monochromatiques 394
b. Procédé des spectres 398
2° Méthode indirecte ou méthode par l'absurde 399
Expériences sur l'action des radiations monochromatiques 399

SECONDE PARTIE

Théories générales sur la coloration. — Critique. — Lamarckisme et Darwinisme 421
Facteurs internes de la coloration 423
Coloration et excrétion 423
Facteurs externes de la coloration 429
Coloration et agents extérieurs. (Facteurs primaires de l'évolution.) 429
Coloration et sélection naturelle. (Facteurs secondaires de l'évolution.) 435

RÉSUMÉ GÉNÉRAL

A. *Procédés de coloration* 449
I. Couleurs de structure 449
1° Phénomènes de réflexion simple 449
2° Phénomènes d'interférence par les lames minces 449
3° Phénomènes de diffraction par les milieux troubles 450
II. Couleurs pigmentaires 451
1° Pigments intrinsèques 451
2° Pigments extrinsèques 451
B. *Changements de coloration* 451
C. *Rapports de la coloration avec les milieux* 452
D. *Théorie générale de la coloration et conclusion* 452

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE 454
EXPLICATION DES PLANCHES 464

TABLE DES FIGURES

Fig. 1. — Dispositif d'expérience..... 242
Fig. 2. — Plume de Pigeon à reflets métalliques..... 254
Fig. 3. — Plume de Pigeon de couleur blanche..... 255
Fig. 4. — Plume de Pigeon de couleur noire..... 257
Fig. 5. — Plume de Siflet (*Parotia sexpennis*) à reflets métalliques.... 259
Fig. 6. — Plume d'Oiseau-Mouche (*Docimaste Porte-Épée*) à reflets métalliques..... 260
Fig. 7. — Plume locomotrice de Pigeon..... 263
Fig. 8. — Courbe..... 276
Fig. 9. — Courbes..... 277
Fig. 10. — Dispositif d'expérience..... 279
Fig. 11. — Peau de Pintade de la région cervicale (coupe transversale)..... 281
Fig. 12. — Expérience sur la plume du *Cotinga*..... 287
Fig. 13. — Peau de Galéote changeant ou *Calotes versicolor* (coupe transversale, région cervicale)..... 360
Fig. 14. — Diagramme montrant le jeu des chromoblastes de différentes teintes qui président aux changements de coloration..... 361
Fig. 15. — Peau de Malgache (coupe transversale)..... 375
Fig. 16. — Appareil pour l'étude de l'influence des radiations monochromatiques sur les animaux à respiration aérienne..... 414

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE VOLUME

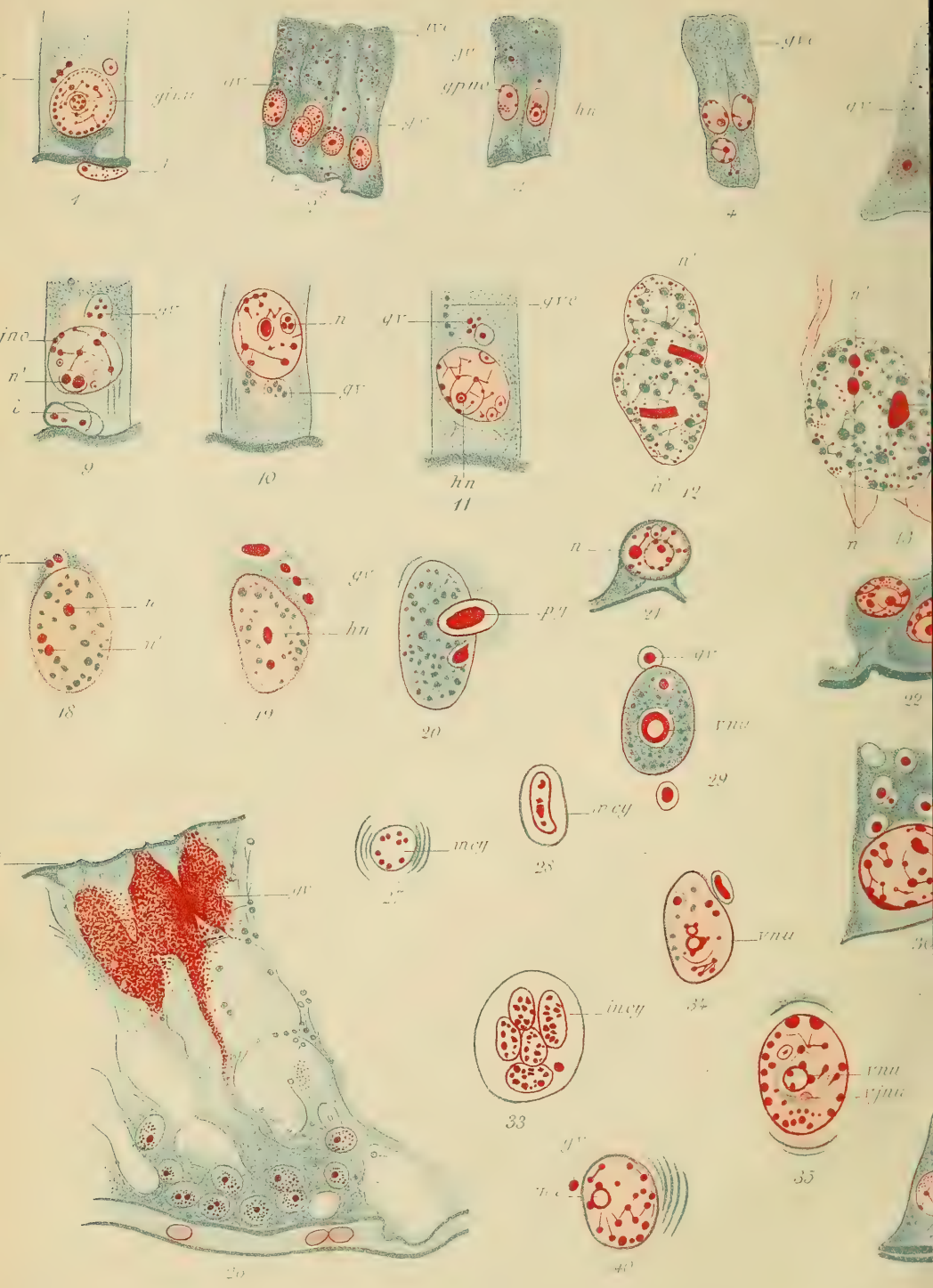
Contribution à l'étude des phénomènes nucléaires de la sécrétion (cellules à venin, cellules à enzyme), par L. Launoy 1
Recherches sur les colorations tégumentaires, par le Dr Henri Mandoul 225

TABLE DES PLANCHES

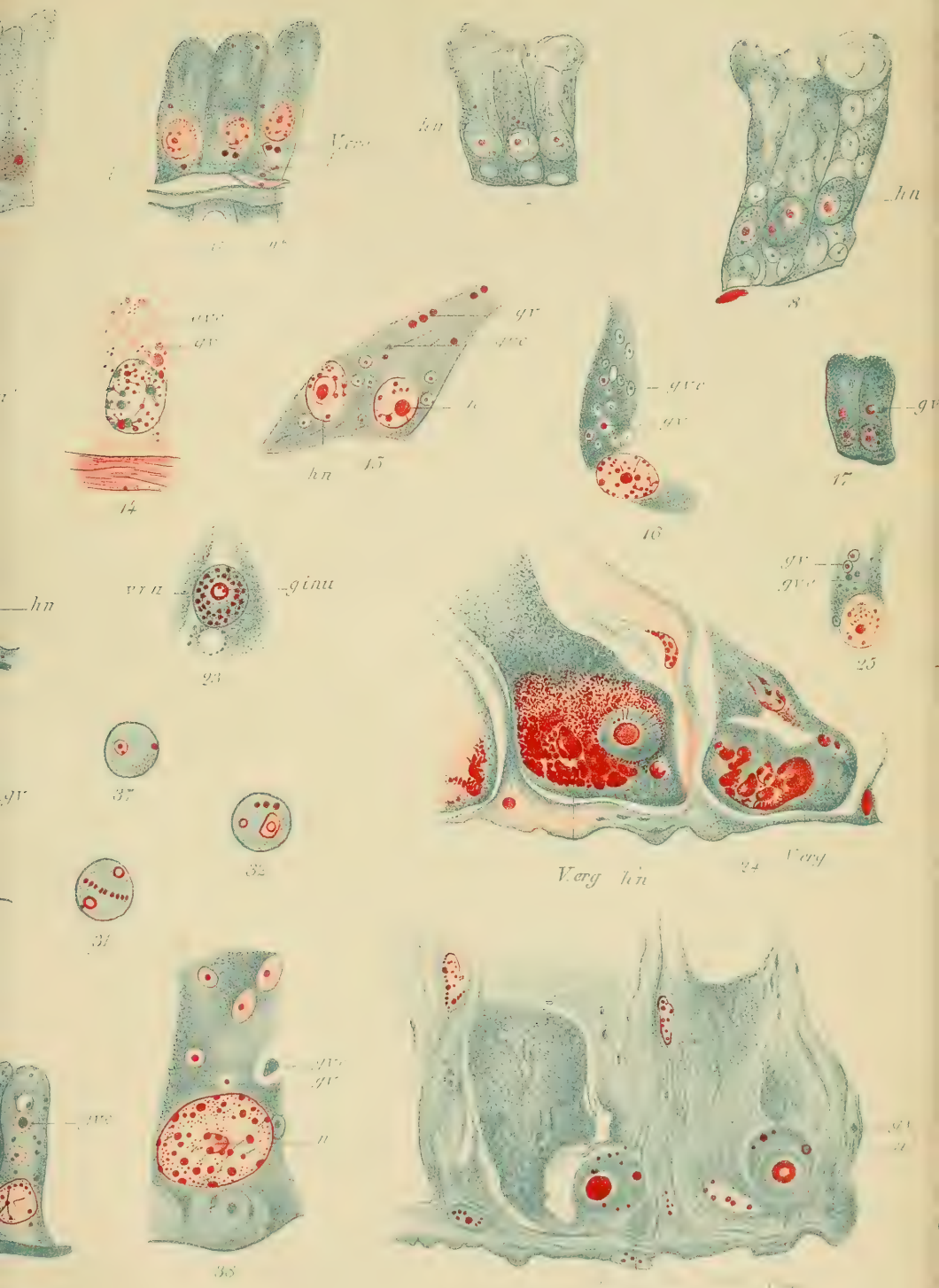
ET FIGURES DANS LE TEXTE CONTENUES DANS CE VOLUME

Planches I et II. — Phénomènes nucléaires de la sécrétion.
Planches III et IV. — Les colorations tégumentaires.
Figures 1 à 16. — Recherches sur les colorations tégumentaires.

Corbeil. Imprimerie Éd. Crété.

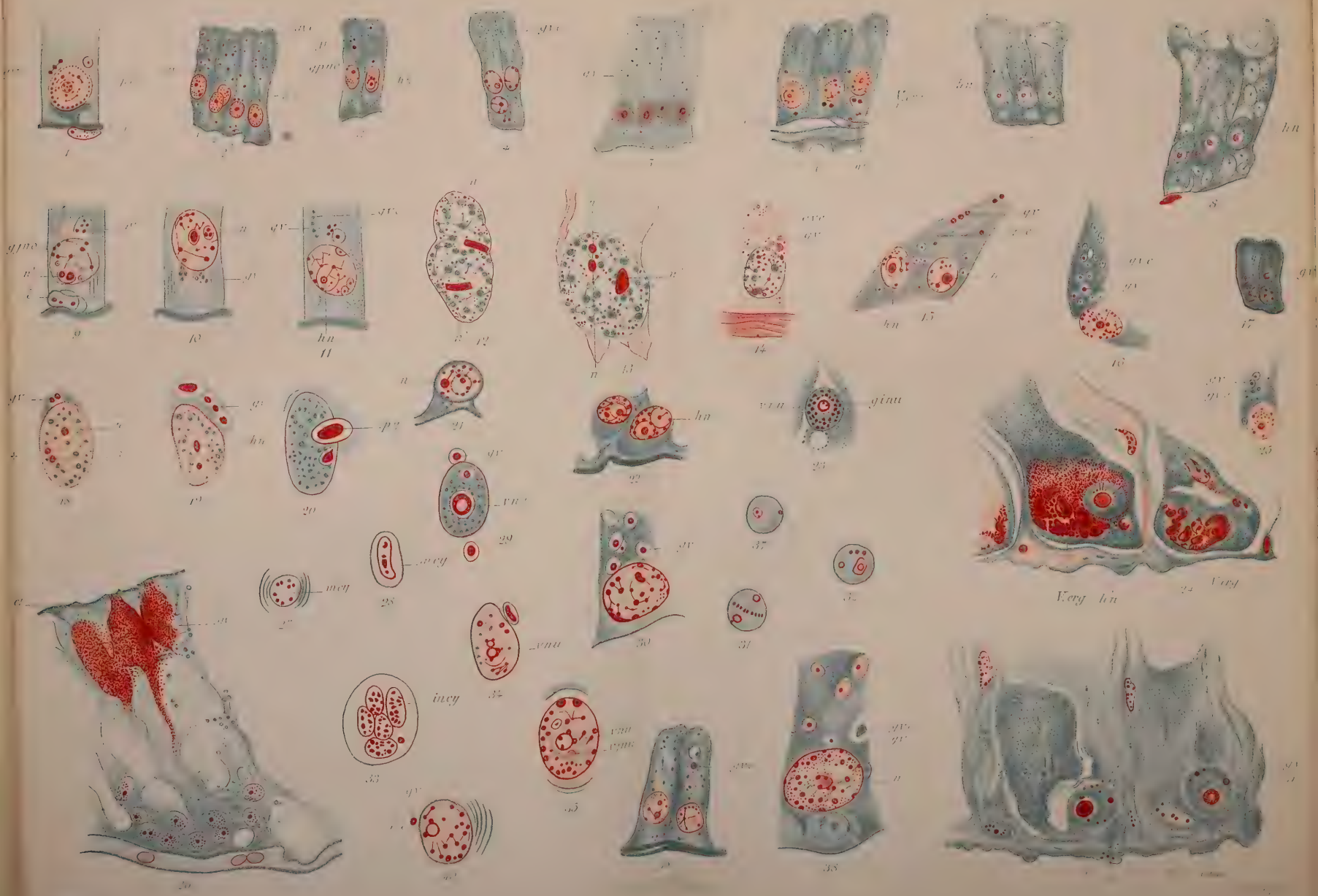


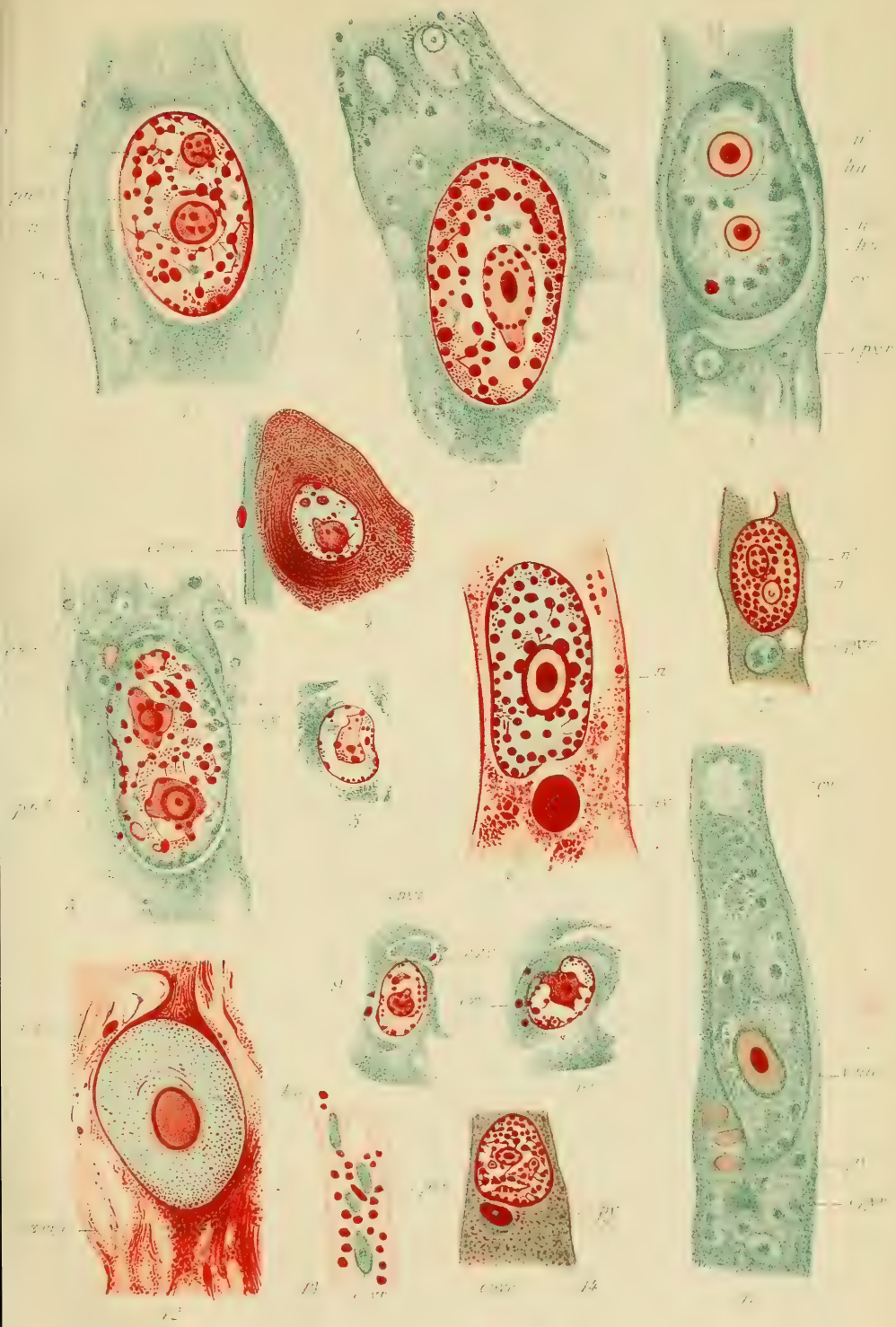
Philastre del.



iteurs.

Nicolet lith.


hn
hn
hn
hn
ginu
Verg hn
Verg
incy
mcy
mcy
vnu
vnu
vnu



Philastre del. Masson et Cie, Editeurs. Nicolet lith.

Imp. d'Art A. Clot, Paris

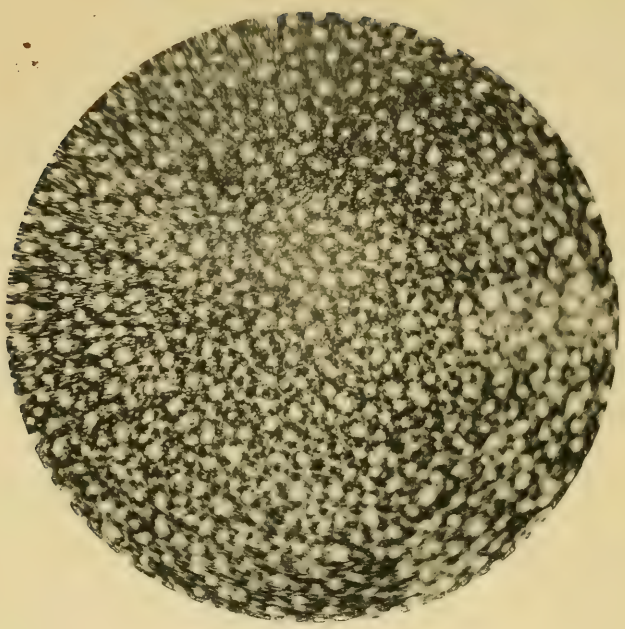


Fig. 1.

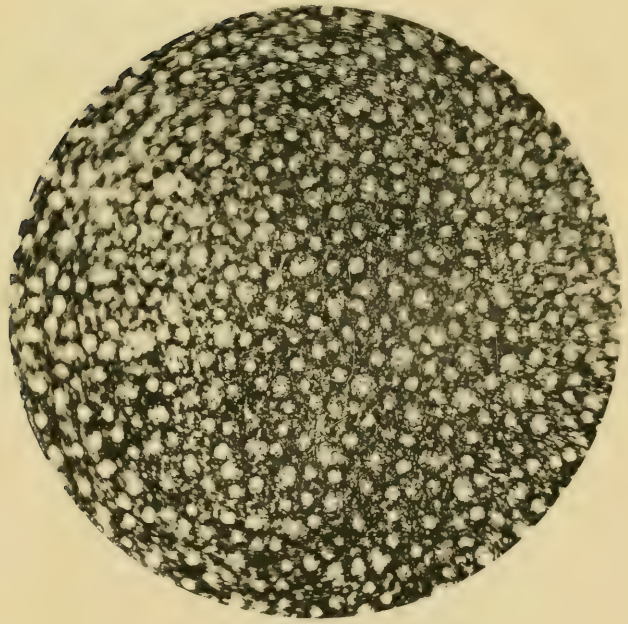


Fig. 2.

Masson et Cie Éditeurs.

Impies Berthaud Paris.

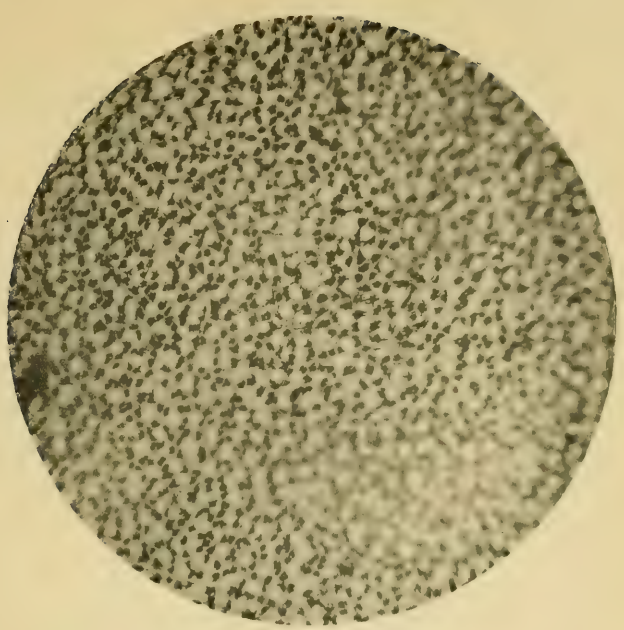


Fig. 3.

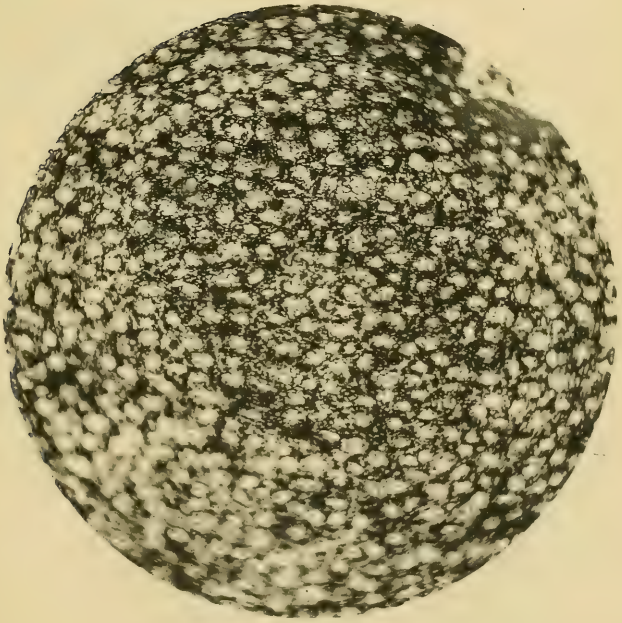


Fig. 4.

Masson et Cie Éditeurs.

Imp.ies Berthaud Frères

P 536

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01354 1123